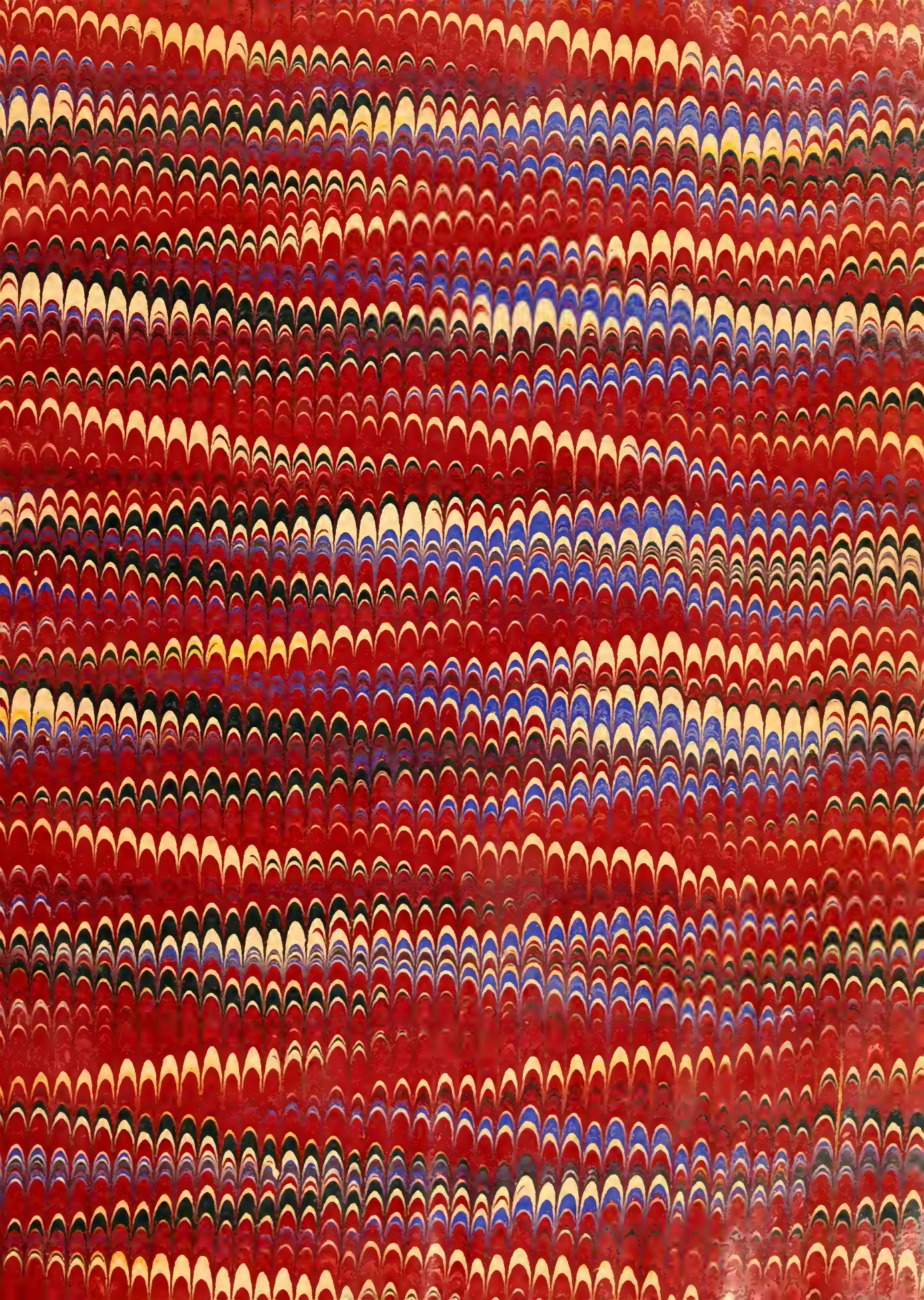
QL
949
M65X
Invert.
Zool.



# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

## dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

**Professor Dr. C. Chun in Leipzig.**

Heft 28.

# Das Auge der Polyphemiden

von

Dr. Otto Miltz.

Mit 4 Tafeln.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1899.

Das

# Auge der Polyphemiden.

Von

**Dr. Otto Miltz.**

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Breslau.)

Mit 4 Tafeln.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1899.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

# Vorbemerkung.

Seitdem es Sigm. Exner gelungen, an vielen Stellen den Schleier zu lüften, der uns bis dahin den Einblick in die physiologische Wirkungsweise des Facettenauges so gut wie ganz verwehrte, hat das Studium dieses charakteristischen Sehorganes der Arthropoden ohne Zweifel einen neuen eigenartigen Reiz und einen allgemeineren wissenschaftlichen Wert gewonnen.

Durch Exners scharfsinnige physikalische Experimente, die zu einem Teile bereits auch von anderer Seite wiederholt und bestätigt wurden (Parker, 1895, pag. 29—36), sind wir vor allem mit dem optischen Verhalten der nach dem Prinzip des Linsencylinders (Exner, 1891, pag. 1—10) gebauten Krystallkegel bekannt geworden.

Wir vermögen jetzt, ohne uns wie früher durchweg in Hypothesen zu bewegen, aus der Zusammensetzung des dioptrischen Apparates, aus den Dimensionen der Krystallkegel und ihrer Entfernung von der perzipierenden Schicht, sowie aus der Art und Anordnung des Augenpigmentes in jedem konkreten Falle auf die Beschaffenheit des entstehenden Netzhautbildes zu schliessen. Von diesem wird es aber immer in gewissem Grade abhängen, was und wie das Tier sieht. Wenigstens giebt nach allen unsern Erfahrungen die Schärfe des Netzhautbildes die obere Grenze für die Schärfe des Unterscheidungsvermögens ab.

Wir haben also fortan in dem anatomischen Befunde einen wenn auch noch geringen Anhaltspunkt für die Beurteilung der relativen Leistungsfähigkeit der Facettenaugen bei dieser oder jener Anordnung ihrer Elemente; d. h. es ist uns endlich die Möglichkeit eröffnet, auch zwischen der Ausbildung dieses Organes und der biologischen Eigenart des betreffenden Organismus Parallelen zu ziehen, wie es bei andern Organsystemen im Sinne der Descendenzlehre längst mit gutem Erfolge geschehen ist.

Bei der überreichen Fülle von Erscheinungsformen, in denen uns das Facettenauge entgegentritt, und der ebenso grossen Mannigfaltigkeit der Existenzbedingungen, denen die Arthropoden unterworfen sind, eröffnet sich damit dem vergleichenden Anatomen von neuem ein weites und, soweit die wenigen bis jetzt auf diesem Gebiete angestellten Untersuchungen einen Massstab dafür abgeben, recht dankbares Arbeitsfeld.

Das Verdienst, zuerst die Resultate der Forschungen Exners nach der angedeuteten Richtung hin in grösserem Umfange praktisch verwertet und den Nutzen, den sie bei der Lösung biologischer Fragen eventuell gewähren, dargethan zu haben, gebührt Chun. Demselben gelang es, für eine Reihe von Crustaceen den bisher unverstandenen Parallelismus zwischen Augenbau einerseits und Tiefenvorkommen und Lebensweise andererseits aufs deutlichste nachzuweisen.

Auch für die Gruppe der Polyphemiden besteht nach Chuns Darstellung allem Anscheine nach eine solche Beziehung.

Da nun die vorliegende Arbeit in der Hauptsache dem Zwecke dienen soll, den seinerzeit von Chun in Aussicht gestellten direkten Beweis für die Richtigkeit seiner über das Polyphemidenauge ausgesprochenen Ansicht zu erbringen, sich seinen Untersuchungen also unmittelbar, gewissermassen als Fortsetzung und Ergänzung anreiht, so möge es gestattet sein, mit kurzen Worten auf dieselben etwas näher einzugehen.

In seinen 1896 unter dem Titel „Atlantis" herausgegebenen „Biologischen Studien über pelagische Organismen" nahm Chun u. a. auch Gelegenheit, jene seltsamen, oft geradezu monströs gestalteten Facettenaugen einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen, mit denen wir in so charakteristischer Weise die in den tieferen Regionen des Meeres schwebenden räuberischen Crustaceenformen ausgerüstet finden. Chun stellte sich die Aufgabe, einerseits den physiologischen Wert derselben festzustellen, andererseits zu ermitteln, wie im allgemeinen die äusseren Existenzbedingungen modifizierend auf den Bau der Sehorgane bei den Tiefseecrustaceen einwirkten.

Die Lösung dieser Aufgabe wurde Chun dadurch ausserordentlich erleichtert, dass er gerade die Schizopoden zum Ausgangspunkte seiner Untersuchungen machte, eine Crustaceengruppe, welche in ihren einzelnen Arten über alle Meerestiefen von der Oberfläche an bis zum Meeresgrunde verbreitet ist.

Chun vermochte hier nicht nur das Vorkommen so auffallend ungleichartig gestalteter Augen bei Oberflächen- und Tiefenformen hinlänglich aus den verschiedenen Existenzbedingungen zu erklären, sondern es war ihm auch möglich, schrittweise die Umbildungen zu verfolgen, welchen die Augen bei den einzelnen Gattungen, infolge der Anpassung an den Aufenthalt in grösseren Tiefen, im Laufe der phyletischen Entwickelung unterworfen wurden. Die Verhältnisse bei den Schizopoden waren so charakteristisch, dass für Chun der Gedanke nahe lag, auch andere pelagische Tiefseekruster, deren Augen einen ausgesprochen unregelmässigen Bau aufweisen, zum Vergleiche heranzuziehen.

Die nächste Handhabe dazu boten ihm die *Sergestiden* und *Hyperiiden*.

Eine genauere Prüfung ihrer zum Teil bereits von anderer Seite untersuchten Augen ergab denn auch bald das überraschende Resultat, dass sich innerhalb dieser Ordnungen ganz analoge Reihen von Umbildungen des Sehorganes nachweisen lassen, wie bei den Schizopoden.

Chun konnte für alle drei Crustaceengruppen den Verlauf dieser konvergenten Umbildungen, wie sich derselbe in seinen einzelnen Phasen unserer Beobachtung darbietet, in knapper und übersichtlicher Form, wie folgt, erschöpfend zur Darstellung bringen (1896, pag. 248—249): „Als Grundform des Facettenauges der Arthropoden betrachten wir ein Kugelauge, dessen Facettenglieder von einem idealen Mittelpunkte radiär ausstrahlen und annähernd von gleicher Länge sind. Die Facettenglieder werden in der Höhe der Krystallkegel von einem Irispigmente, in der Umgebung der Rhabdome von einem Retinapigmente umscheidet. Ein derartiges Kugelauge kommt den pelagischen Oberflächenformen zu, während diejenigen Arten, welche entweder ausschliesslich oder doch wenigstens vorwiegend in dunklen Regionen schweben, eine bemerkenswerthe Abweichung von der Kugelform des Auges aufweisen, die bei den verschiedenartigsten Ordnungen in convergenter Weise zum Ausdruck gelangt. Die nach oben resp. schräg nach vorne gerichteten Facettenglieder beginnen sich zu verlängern, indem sie entweder continuirlich in die verkürzten Glieder übergehen, oder als ein gesondertes „Frontauge" von dem „Seitenauge" sich

abgliedern. Bei weitergehender Anpassung an das Leben in der Dunkelheit macht sich eine Pigmentarmuth geltend, indem entweder das Irispigment (retinopigmentäre Augen) oder das Retinapigment (iridopigmentäre Augen) schwindet. Während anfänglich noch das Frontauge dem Seitenauge gegenüber in den Hintergrund tritt, so kehrt sich später dieses Verhältniss um, indem das Frontauge an Umfang zunimmt und das Seitenauge derart überflügelt, dass schliesslich überhaupt nur noch das Frontauge persistirt (Gattung *Arachnomysis*)".

Es würde an dieser Stelle zu weit führen, den physiologischen Wert aller dieser Umbildungen zu erörtern; dazu wird sich im folgenden eine passendere Gelegenheit bieten. Hier sei nur soviel bemerkt, dass dieselben, im Lichte der Exner'schen Theorie betrachtet, vollständig im Einklang mit den veränderten Existenzbedingungen der betreffenden Kruster, sowie mit ihrer räuberischen Lebensweise stehen. Daher konnte Chun auf Grund dieses Befundes und unter Berücksichtigung der neueren Untersuchungen über die Tiefenverbreitung pelagischer Organismen mit gutem Recht als ein wesentliches Ergebnis seiner Betrachtungen den bemerkenswerten Satz aussprechen, „dass die Gestaltung des Auges und die Vertheilung des Pigmentes einen getreuen Spiegel für die biologische Eigenart pelagischer Organismen abgeben, und dass ... der direct umformende Einfluss veränderter Existenzbedingungen, wie ihn Lamarck als treibendes Motiv für die Artumwandlung in Anspruch nimmt, sich an wenigen Organsystemen in ähnlich instructiver Weise veranschaulichen und dem Verständniss näher bringen lässt, als an den Sehorganen." Dieser Anspruch, der übrigens heute schon eine gleichwertige Bedeutung auch für die Hexapoden gewonnen hat durch die Thatsachen, mit denen uns die interessante Arbeit Zimmers über die Augen der Ephemeriden (1897) und die Beobachtungen Kellogs (1898) an einer Dipterenart bekannt gemacht haben (cf. pag. 56), verdient noch um so mehr Beachtung, als Gerstaecker in seiner Bearbeitung der Arthropoden in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs" (1889, pag. 682—683) gerade mit Bezug auf die Schizopoden noch ausdrücklich sein Urteil dahin abgiebt, dass die Ausbildung der Augen sich als vollkommen unabhängig von dem Tiefenvorkommen der Gattungen sowohl, wie der einzelnen ihnen angehörenden Arten darstellt.

Nach Gerstaeckers Meinung „müssten" nämlich, „bestände die viel gepriesene Anpassungstheorie zu Recht, die bei Oberflächenbewohnern in hervorragender Grösse entwickelten Gesichtsorgane in demselben Masse abnehmen und eingehen, als bei zunehmender Tiefe die Lichtfülle herabgedrückt wird." Dies ist weder bei den Schizopoden, noch bei andern pelagischen Crustraceen der Fall.

Bei der Vielseitigkeit der Mittel, mit denen die Natur arbeitet, ist es aber auch wirklich nicht einzusehen, weshalb dies der Fall sein „müsste", zumal es sich um Tiere handelt, die gelegentlich auch in die höheren belichteten Regionen verschlagen werden und bei ihrer ausgesprochen räuberischen Lebensweise den Verlust des Gesichtsinnes besonders nachteilig empfinden würden. Gilt doch auch für die Wirbeltiere keineswegs der Satz, dass die Gesichtsorgane in dem Masse abnehmen und eingehen, als ihre Besitzer das Tageslicht meiden und es sich zur Lebensgewohnheit gemacht haben, ihre Beute im Dunkel der Nacht aufzuspüren und zu erjagen. —

Den Augen der Polyphemiden widmet Chun in seiner Abhandlung einen besonderen Abschnitt.

Auch für diese zum Teil dem Süsswasser angehörenden Crustaceen unternimmt er es, eine

ähnliche Entwickelungsreihe nachzuweisen, wie bei den Schizopoden, Sergestiden und Hyperiiden. Zwei Gründe legten es nahe, im Verfolg der vorausgegangenen Betrachtungen auch an diese Gruppe der Entomostracen zu denken.

Einmal musste die räuberische Lebensweise dieser pelagischen Phyllopoden, die auch, soweit sie im Süsswasser vorkommen, nach allen bisherigen Beobachtungen grössere Tiefen bevorzugen (cf. pag. 53), die Vermutung wachrufen, dass ihre Augen ähnliche charakteristische Auszeichnungen aufweisen möchten, wie die geschilderten. Andererseits forderte auch die unregelmässige Gestalt ihrer Augen, welche aus den zahlreichen Beschreibungen dieser Tiere und den denselben beigegebenen Abbildungen längst bekannt war, geradezu heraus zu einem Vergleich mit den von Chun untersuchten Augen der Tiefseecrustaceen. Mit Ausnahme der Gattung *Leptodora* nämlich, welche auch im übrigen Körperbau wesentlich von den eigentlichen Polyphemiden abweicht, weisen alle Gattungen der letzteren im Gegensatz zu den nächsten Verwandten, den Daphniden, unregelmässig gebaute, von der Kugelgestalt abweichende Augen auf. Dies tritt so augenfällig zu Tage, dass in den meisten Fällen schon den Entdeckern der einzelnen Arten die ungleiche Länge der Krystallkegel aufgefallen und gewissenhaft von ihnen erwähnt ist. Aber über diesen äusserlichen Befund waren auch die späteren Beobachter nicht hinausgekommen, und über die Anatomie des Polyphemidenauges lagen Chun so gut wie gar keine verwertbaren Angaben vor. Die einzige Arbeit, die allerdings wesentlich in betracht gekommen wäre, nämlich die von Samassa über das centrale Nervensystem der Cladoceren (1891), war nicht zur Kenntnis Chuns gelangt. [Samassa giebt bereits Abbildungen eines Längs- und Horizontalschnittes durch das Auge von *Bythotrephes longimanus* und bespricht als erster eingehend die Zweiteiligkeit desselben. (1891, pag. 118—122, Taf. VI, Fig. 36, 37.)] Er sah sich also genötigt, um einen einigermassen sichern Anhaltspunkt für die Beurteilung der inneren Struktur des Polyphemidenauges zu haben, wenigstens eine Form desselben näher zu untersuchen. Auch Chun wählte als das geeignetste Objekt das Auge von *Bythotrephes* und hatte bei der Untersuchung auf Schnitten die freudige Genugthuung, seine Vermutungen vollauf bestätigt zu sehen. Die Scheidung in ein „Frontauge“ und ein „Ventralauge“ (eine Bezeichnung, welche bei dem unpaaren Auge der Polyphemiden zutreffender erscheint, als „Seitenauge“) ist so vollständig durchgeführt, wie sonst nur bei der Hyperiiden-Gattung *Phronima*.

Auf Grund dieses Befundes und unter Hinweis auf die von P. E. Müller (1868) und Claus (1877) von den übrigen Polyphemiden gegebenen Abbildungen entwickelt Chun nun seine Ansicht über die innerhalb der Ordnung der Cladoceren stattgefundenen Umbildungen des Auges, wie folgt (1896, pag. 255): „Das Kugelauge der an der Oberfläche von vegetabilischer Kost lebenden Daphniden weist bei den räuberischen und die Tiefe bevorzugenden Polyphemiden nicht nur grössere Dimensionen auf, sondern lässt auch die schon bei *Leptodora* kenntliche Verlängerung der dorsalen Facettenglieder nachweisen.

Indem das Pigment, welches bei den Oberflächenformen bis zur distalen Kuppe der Krystallkegel vordringt, lediglich auf die Retinulazellen beschränkt wird, erhalten wir retinopigmentäre Augen, deren Sehvorgang sich offenbar ebenso wie im Phronimidenauge abspielt.

Eine weitere Etappe in den genannten Umbildungen giebt das Auge der Gattung *Polyphemus* ab, das auf Schnitten sich vielleicht schon als zweigetheilt erweisen dürfte und jedenfalls direct zum Auge des *Bythotrephes* mit seiner Trennung in ein Front- und Ventralauge überleitet.

Doch die Umbildungen gehen noch weiter: Das Ventralauge, welches bei *Bythotrephes*

aus weit zahlreicheren Facettengliedern, als das Frontauge sich aufbaut, beginnt an Umfang zurückzutreten, um schliesslich völlig zu schwinden. Bei der Gattung *Podon* ist das Ventralauge nur auf wenige Facettenglieder reducirt und endlich fehlt es vollkommen der Gattung *Evadne*. In der ausschliesslichen Erhaltung des Frontauges giebt *Evadne* ein Seitenstück zu *Arachnomysis* ab.“ (cf. pag. 7.)

„Diese Ableitung“, fügt Chun hinzu, „muss allerdings erst durch eingehende Untersuchung auf Schnitten erhärtet werden.“

Einer Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Chun, folgend unternahm ich es zu Beginn des Wintersemesters 1897/98, diese histologischen Untersuchungen vorzunehmen.

Sie erstrecken sich auf die Augen aller fünf von Chun in seiner Arbeit berücksichtigten Gattungen und können insofern als vollständig gelten, als damit alle Gattungen der Polyphemiden behandelt sind. Die von Schödler (1863) aufgestellte sechste Gattung *Pleopis* finde ich nämlich bei andern Autoren nicht aufrecht erhalten. Die ihr zugerechneten Arten verteilen sich auf die Gattungen *Podon* und *Evadne*. Die von mir sorgfältig geprüften Beschreibungen und Abbildungen der Augen der hier nicht untersuchten Polyphemidenarten lassen auch nicht den Verdacht aufkommen, dass noch ein sechster Augentypus innerhalb dieser Familie bestehen möchte.

Das mir zunächst bei meinen Untersuchungen vorschwebende Ziel, im weitesten Sinne eine Ergänzung der Arbeit Chuns zu liefern, verschob und erweiterte sich übrigens, je mehr ich mich in das Studium der feineren Strukturverhältnisse dieser bis jetzt nirgends ein Analogon findenden Facettenaugen vertiefte und die einschlägige Litteratur zu Rate zog.

Die physiologischen und biologischen Fragen wurden somit vorderhand doch noch wieder aus dem Vordergrund gedrängt durch die zahlreichen histologischen Probleme, die vor mir auftauchten.

Wirkte nämlich auf der einen Seite die Dürftigkeit der bis jetzt über die Polyphemiden vorliegenden biologischen Beobachtungen geradezu entmutigend, so war es auf der andern Seite zu verlockend, den Versuch zu wagen, eine Lücke, welche merkwürdigerweise gerade bei den sonst schon so eingehend beschriebenen Cladoceren in unserer Kenntnis des Facettenauges besteht, so vollständig wie möglich auszufüllen.

Ich habe mich denn auch dieser Aufgabe nach Kräften gewidmet, bin mir aber bewusst, auch in dieser Beziehung nicht alle Erwartungen befriedigen zu können. Manche Punkte werden überhaupt wohl erst durch die Untersuchung frisch erbeuteten und für die betreffenden Zwecke eigens konservierten Materials klar gestellt werden können.

Das Cladoceren-Auge ist eben, wie Chun treffend bemerkt, ein äusserst subtiles Objekt, und ich kann es mit gutem Gewissen bezeugen, dass Parker nicht übertreibt, wenn er betont, dass „*the extreme minutness of the ommatidia in the eyes of the Cladocera renders their study especially difficult*“ (1891, pag. 76). Immerhin glaube ich in der vorliegenden Arbeit einen geringen Beitrag zur Kenntnis des Facettenauges liefern zu können, der auch geeignet ist, bei der allgemeinen Beurteilung der Polyphemiden verwertet zu werden.

Ich bin zu dem Zwecke bestrebt gewesen, die durch meine Beobachtungen sicher festgestellten Thatsachen von dem noch Zweifelhaften streng zu sondern.

# Material und Untersuchungsmethoden.

Das von mir benutzte Alkohol-Material war, wenn auch zum Teil schon älteren Datums, im allgemeinen recht gut erhalten. Von allen untersuchten Arten standen mir ganz beträchtliche Mengen zur Verfügung, sodass überall die Quantität über etwaige Mängel in der Qualität hinweghelfen konnte. Ich habe daher auch nicht die Mühe gescheut, möglichst viele Schnitte von dem Auge jeder Art anzufertigen, um über gewisse Einzelheiten durch den Vergleich einen besseren Aufschluss zu erhalten.

Die Untersuchung der Augen von *Bythotrephes longimanus* nahm ich an Exemplaren desselben Materials vor, das Chun bereits für seine Arbeiten benutzte. Dasselbe ist von Chun am 12. September 1893 im Genfer See erbeutet und mit Sublimat konserviert.

Aus derselben Zeit und derselben Quelle stammten auch einige Exemplare von *Leptodora hyalina*.

Weiteres *Leptodora*-Material erhielt ich in liebenswürdigster Weise von Herrn Dr. O. Zacharias, Direktor der Biologischen Station in Plön, zugesandt, desgleichen in reichlicher Menge *Polyphemus pediculus*. Beide sind im Plöner See erbeutet, und zwar *Leptodora* noch im Herbst 1897. Als Konservierungsmittel ist Chromosmiumessigsäure benutzt.

Herr Professor Dr. Hofer in München stellte ebenfalls einige in Sublimat konservierte Exemplare von *Bythotrephes* und *Leptodora* aus dem Jahre 1892 zur Verfügung.

Von der Zoologischen Station in Neapel wurde mir eine Sendung *Evadne sp.*, wahrscheinlich *E. tergestina* Claus, übermittelt.

*Evadne Nordmanni* und *Podon intermedius* bezog ich von der Königl. Biologischen Anstalt auf Helgoland; erstere waren mit Chromessigsäure, letztere mit Sublimat konserviert.

Schliesslich erhielt ich noch im Juni 1898 von Herrn Dr. Zacharias eine Sendung frisch gefangener, besonders schöner Exemplare von *Leptodora*, welche in einem nur 50 cm tiefen Wallgraben in der Umgegend von Dresden erbeutet waren.

Da mir lebendes Material nicht zugänglich war, so konnte ich besondere Beobachtungen über den Wert der verschiedenen Fixierungsmittel für derartige Untersuchungen natürlich nicht anstellen. Aus dem Vergleich des Erhaltungszustandes der einzelnen Proben schien mir jedoch hervorzugehen, dass das Sublimat der Chromosmiumessigsäure und Chromessigsäure in seinen Erfolgen nachsteht.

Unter allen Tinktionsmitteln, die ich versuchte, nämlich: Boraxkarmin, Alkoholisches Karmin, Salzsaures Karmin nach Grenacher (P. Meyer), Pikrokarmin nach Weigert und

nach Chun, Hämatoxylin nach Frey und nach Kleinenberg, Jodgrün-Säurefuchsin, erwiesen sich am geeignetsten immer noch Alkoholisches und Salzsaures Karmin, mit denen ich unter Anwendung des bekannten Differenzierungsmittels (Alkohol + Salzsäure) verhältnismässig gute Kernfärbungen erzielte.

Mit den andern Farbstoffen erhielt ich nur diffuse Färbungen; wässrige Lösungen derselben verfehlten zum Teil gänzlich ihre Wirkung.

Es ist überhaupt eine auffallende Erscheinung, dass die Kerne im Bereich des Auges sich viel indifferenter gegen Farbstoffe verhalten, als diejenigen in den übrigen Geweben und daher sich leicht dem Blicke entziehen. So konnte es immerhin vorkommen, dass Parker im Auge von *Ecaudae* überhaupt keine Kerne zu Gesicht bekam.

Die Färbung der Objekte *in toto* gab ich auf, trotzdem sie nachher bei der Orientierung des Paraffinblockes sehr zu statten kommt, weil die Partikelchen des Farbstoffes, welche sich stets innerhalb der Gewebe ausschieden, beim Schneiden einen störenden Einfluss ausübten.

Bei Überführung der Objekte aus Alkohol in Paraffin benutzte ich mit gutem Erfolge statt Cedernholzöl das Toluol als Durchgangsmittel, wodurch sich die Manipulationen beim Transport der winzigen Objekte wesentlich vereinfachen.

Die Schnitte hatten durchgehends eine Dicke von 0,005 mm. Es wurden „Längsschnitte" (sagittal, dorsoventral), „Horizontalschnitte" (frontal, der Rücken und Bauchfläche parallel) und „Querschnitte„ (transversal, senkrecht zu den beiden ersten Schnittrichtungen) den Untersuchungen zu Grunde gelegt.

Zur Depigmentierung benutzte ich ein von Rosenstadt (1896, pag. 749) empfohlenes Gemisch von stark verdünnter Salz- und Salpetersäure, ebenso versuchte ich die von Grenacher (1879, pag. 24) erwähnten Methoden. Aber da mir eine vollständige Entfernung des Pigmentes niemals gelang, so habe ich nur wenig Nutzen aus dem Verfahren ziehen können.

Eingebettet wurde in Glycerin und Kanadabalsam; dem letzteren gebe ich jedoch den Vorzug.

Sämtliche Arbeiten wurden im Zoologischen Institute der Universität Breslau unter Anleitung des Herrn Prof. Chun ausgeführt und im Anfange des Monats Juli 1898 zum Abschluss gebracht. Eine sehr wesentliche Förderung erfuhren dieselben durch die freundlichen Bemühungen der Herren Dr. F. Braem und Dr. C. Zimmer, welche mir in allen technischen Fragen jederzeit ihren erfahrenen Rat bereitwilligst zu teil werden liessen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen den genannten Herren, sowie den Vorstehern der in Anspruch genommenen Institute, namentlich Herrn Prof. Rhode in Breslau, meinen ergebensten Dank für ihre gütige Unterstützung auch an dieser Stelle auszusprechen.

# Morphologie des Auges.

„*Sphaeram merum oculum esse trunco corporis impositum lubens concedo: Tantum pictoribus atque poetis, quibus quaelibet fingendi potestas, antecedit natura polydaedala!*“

O. F. Müller, *Entomostraca*, 1785.

„*Combien la nature est admirable dans ses oeuvres! Qu'on se représente un animal n'ayant qu'un oeil qui constitue à lui seul plus des trois quarts de la tête, et dont la volume équivant à la cinquième partie du corps entier de l'individu, etc.*“

Jurine, *Hist. des Monocles*, 1820.

Die Darstellung der allgemeinen morphologischen Eigenschaften des Polyphemidenauges, die ich zur Orientierung den weiteren Mitteilungen vorausgehen lassen möchte, läuft nach Lage der Dinge im wesentlichen auf ein Referat dessen hinaus, was durch die Bemühungen einer Reihe hervorragender Forscher bereits seit Jahren bekannt ist.

Ich verweise besonders auf die Arbeiten von Lovén (1838), Leydig (1860), P. E. Müller (1868), Weismann (1874 und 1878), Claus (1862, 1876, 1877), welche den Körperbau und nicht zum wenigsten das Auge der einzelnen Arten, soweit es sich ohne die Hilfsmittel der modernen Technik ermöglichen liess, allseitig erforscht und erschöpfend beschrieben haben.

Ihre Angaben über die Gestalt und Zusammensetzung des Auges haben sich im allgemeinen bestätigt; denselben bleibt kaum noch etwas hinzuzufügen.

Die Anordnung der Bestandteile des Auges dagegen ist, wie aus der Vorbemerkung hervorgeht, bis auf die Gegenwart fast unbekannt geblieben; dieser Punkt bedarf daher einer besonderen Betrachtung.

## A. Allgemeine Charakteristik des Auges.

Das grosse unpaare Facettenauge der Polyphemiden, welchem die zuerst bekannt gewordene Gattung und mit ihr auch die ganze Familie den Namen verdankt, hat von jeher die Aufmerksamkeit und die Bewunderung der Beobachter erregt.

Wenn Leydig von *Polyphemus* sagt: „Dieses so ansehnliche Auge, welches den grössten Teil des Kopfraumes einnimmt, macht ihn leicht, auch ohne dass man das Mikroskop anwendet, unterscheidbar," so gilt das gleiche sowohl für *Bythotrephes* und die im Vergleich zu den übrigen Polyphemiden zwar riesenhafte, dafür aber glashelle, durchsichtige *Leptodora*, als auch ganz besonders für die winzigen, mit blossem Auge kaum wahrnehmbaren *Evadne*- und *Podon*-Arten.

In allen Fällen sieht man den dunkeln Pigmentfleck des Auges früher, als das ganze Tier.

Die Grössenverhältnisse, welche hier in die Erscheinung treten, sind auch geradezu staunenswert.

Bei *Bythotrephes* beträgt der grösste Durchmesser des Auges mehr als $^1/_5$, bei *Polyphemus* ungefähr $^1/_4$, bei *Evadne*, deren Höhe (0,8 mm) allerdings ihre Länge (0,5 mm) fast um das doppelte übertrifft, sowie bei *Podon* fast $^1/_3$ der ganzen Körperlänge.

Nur bei *Leptodora* ist der das Auge tragende Kopfteil verhältnismässig klein; denn während der langgestreckte Körper eine Länge von 14 mm erreichen kann, bewegt sich der Durchmesser des Auges nur in Bruchteilen eines Millimeters.

Bei allen Polyphemiden füllt das Auge mit dem ihm eng anliegenden Sehganglion den vordersten, sich kugelig vorwölbenden Körperabschnitt vollständig aus.

Derselbe ist, wie der ganze Körper, von einer festen, wenn auch elastischen Chitinhaut bedeckt, welche periodisch die Cuticula abwirft und neubildet.

Diese äussere, natürlich das Licht durchlassende Hülle des Auges ist, wie im folgenden noch näher gezeigt werden wird (cf. pag. 36), nicht als Cornea aufzufassen. Sie ist eine Schutzvorrichtung, die, wie Grobben (1879, pag. 51) zuerst bei Daphniden dies nachgewiesen hat, im Laufe der Entwickelung sekundär entsteht.

Der eigentliche Augenkörper liegt frei beweglich innerhalb dieser Schale, von ihr durch einen mehr oder minder grossen Raum getrennt und von einer besonderen Hülle der Cornea umgeben. Erst am hinteren Rande des Auges wird die Verbindung mit der Körperhaut durch eine zarte verschiebbare Membran und ein dahinter liegendes maschenförmiges Gewebe wiederhergestellt.

An diesem hinteren Rande, dort wo sich die erwähnte Verbindungsmembran an die Cornea anlegt, inserieren sich drei Muskelpaare (bei *Bythotrephes* vier, ein oberes, ein seitliches und ein unteres (zwei bei *Bythotrephes*), welche eine Drehung des Augenkörpers nach verschiedenen Richtungen ermöglichen.

Am grössten ist, wie Lovén von *Evadne* angiebt und wie es auch bei den übrigen Gattungen der Fall zu sein scheint, die Beweglichkeit des Auges um seine horizontale, zur Körperachse senkrechte Achse.

Der Drehungswinkel soll in dieser Richtung bei *Evadne* 60° betragen (Lovén 1838, pag. 149).

Die Cornea setzt sich nach hinten zu in die Scheide des Sehganglions und des Opticus fort, spaltet sich jedoch vorher so, dass das Auge auch von dem Ganglion in der bekannten Weise durch eine Membran abgegrenzt ist, durch welche die Nervenfasern hindurchtreten müssen *(membrana fenestrata)*.

Der Augenkörper setzt sich aus einer beträchtlichen Anzahl von Einzelaugen zusammen, die ich mit Exner und Chun „Facettenglieder" nennen will. Sie haben die Gestalt eines spitzen Kegels, dessen Basis mit der Cornea innig verwachsen erscheint. Die letztere

gewinnt dadurch auch hier ein facettiertes Aussehen, obgleich Cornealinsen, wie bei den meisten Arthropoden, nicht zur Entwickelung kommen.

Als dioptrischer Apparat fungieren allein die Krystallkegel, welche mit ihren sie umhüllenden Matrixzellen die äussere Hälfte der einzelnen Facettenglieder ausmachen und im ganzen eine länglich birnförmige Gestalt aufweisen.

Sie sind krystallklar, stark lichtbrechend, biegsam, aber von fester Konsistenz. Sie erheben sich, wie Claus (1877, pag. 144) es darstellt, einem Perlenkranz vergleichbar aus dem grossen dunklen Pigmentkörper, welcher die spitzen Enden der Facettenglieder, den perzipierenden Apparat des Auges, in sich birgt.

Untersucht man nämlich den Pigmentballen genauer, so gewahrt man, dass jeder Krystallkegel an seinem zugespitzten Ende in einen geraden Stab mit noch grösserem Lichtbrechungsvermögen, das sog. Rhabdom, übergeht. Derselbe wird in seiner ganzen Länge von stark pigmentierten Zellen umhüllt, als deren Differenzierungsprodukt er anzusehen ist. Das Rhabdom und die dasselbe abscheidenden Zellen je eines Facettengliedes werden nach Grenachers Vorgang als Retinula, die Retinulae aller Facettenglieder zusammen als Retina bezeichnet.

In den Retinulazellen endigen die aus dem Ganglion durch die gefensterte Membran eintretenden Nervenfasern.

Die Farbe des Pigmentes ist bei *Leptodora*, *Evadne*, *Podon* und *Bythotrephes* tief schwarz. Bei letzterem soll dasselbe nach Leydig freilich dunkelviolett, nach Claus vornehmlich rötlich braun sein, doch erscheinen mir diese Unterscheidungen etwas gezwungen. Bei *Polyphemus* dagegen ist eine merkliche Abweichung zu konstatieren. Während der Pigmentballen als Ganzes auf den ersten Blick ebenfalls ganz dunkel violett erscheint, zeigt das Pigment in dünneren Lagen deutlich eine schöne braune Farbe. Leydig (l. c. pag. 236) findet dieses „Augenschwarz“ bei *Polyphemus* sogar aus drei Pigmentarten zusammengesetzt, nämlich aus einem kaffeebraunen, welches in seiner Menge überwiegt, einem flaschengrünen und einem dunkelvioletten.

Die Pigmentkörnchen sind stets in den Scheiden der Rhabdome und ausserdem an der ganzen Oberfläche des Pigmentballens am dichtesten gehäuft. Merkwürdig schwach ist die Retina bei *Podon* pigmentiert.

Die Gestalt des Augenkörpers ist keineswegs abhängig von der Länge und der Anordnung der ihn zusammensetzenden Facettenglieder. Noch weniger wird die Gestalt der ihn umhüllenden äusseren Hautschale durch sie beeinflusst, sie bewahrt stets die Form einer Halbkugel.

Unter ihr verläuft aber konzentrisch die Cornea, die innere Hülle des Auges. Weicht also der Facettenapparat von der Kugelgestalt ab, so entstehen Lücken nur zwischen ihm und der Cornea, dort wo sich keine Basalflächen von Facettengliedern an sie anlegen, nicht aber zwischen Cornea und äusserer Schale. Diese Lücken werden von einer hellen eiweisshaltigen Flüssigkeit ausgefüllt, welche durch inneren, gegen die Cornea ausgeübten Druck dieselbe straff gespannt erhält.

Genau dieselben Verhältnisse liegen nach Claus (1879, pag. 74) im Scheitelauge von *Phronima* vor. In diesen Fällen *(Bythotrephes, Evadne, Podon)* würde die innere Augenhülle sehr passend mit der Sklera verglichen werden können.

Bei *Leptodora* (cf. Fig. 24) hat das Auge eine nahezu kugelige Gestalt, denn nach allen Richtungen, selbst nach dem Ganglion zu, das ihm sehr dicht anliegt, strahlen die Facettenglieder hin und lassen nur einen dorsoventralen Spalt zum Durchtritt der eng zusammengedrängten

Nervenfasern nach dem Centrum hin offen. An dieser Stelle erscheint der Augenkörper mitunter auch etwas abgeplattet. Besonders tritt diese Erscheinung nach Weismann 1874, pag. 363; Fig. 9 und 10 A) bei jugendlichen Exemplaren zu Tage. Der Pigmentkörper in der Mitte des Auges ist immer ziemlich genau kugelig. Sein Radius erreicht nicht die halbe Länge desjenigen der Augenkugel.

Bei *Polyphemus* (cf. Fig. 20) hat der Augenkörper die Gestalt einer Halbkugel, welche mit ihrer schwach konkaven Grundfläche dem Ganglion anliegt und auf deren Wölbung in regelmässiger Anordnung die Facetten der Krystallkegel sichtbar sind. Der Pigmentkörper dagegen bildet keine vollständige Halbkugel, sondern stellt in der Seitenansicht eine keilförmige Masse dar, deren Spitze nach unten gewendet ist. Dies kommt daher, dass die Krystallkegel in der oberen Hälfte der Augenkugel vom Ganglion fort allmählich länger werden, das Pigment also hier weiter von der Oberfläche des Auges abrückt, während in der unteren Hälfte der Abstand zwischen beiden, also die Länge der Krystallkegel, ziemlich konstant bleibt.

Das Pigment dringt übrigens bei *Polyphemus*, im Gegensatz zu den übrigen Gattungen, auch in die Räume zwischen den Krystallkegeln ein, wenn es auch die distalen Enden derselben immer noch frei lässt. Ich habe dieses Verhalten nur in der schönen farbigen Abbildung von Weismann (1878, Taf. VII., Fig. 2) angedeutet gefunden.

Auch bei *Bythotrephes* (cf. Fig. 1) zeigt der Augenkörper die Gestalt einer Halbkugel, doch bleibt hier innerhalb der Cornea am oberen hinteren Rande ein kleiner Raum frei, welcher keine Krystallkegel enthält, sondern mit Flüssigkeit angefüllt ist. Der kleine Pigmentballen ist ebenfalls halbkugelig, erscheint jedoch so auffallend aus dem Centrum nach dem ventralen Rande hin verschoben, dass auf den ersten Blick die ungleiche Länge der oberen und unteren Krystallkegel bemerkbar wird.

Der Augenkörper von *Evadne* (cf. Fig. 28) wird von Lovén (l. c. pag. 118) als „kugelförmig, nach hinten zwar etwas abgeplattet, nach vorn aber mit völlig zirkelförmigen Durchschnitten" beschrieben. Der Pigmentkörper dagegen stellt „einen umgekehrt-konischen, glänzend schwarzen Kegel dar, dessen vorwärts gerichtete, etwas gewölbte Basis beinahe bis zur Mitte des Auges reicht." Claus (1862, pag. 242) giebt an, dass der Augenbulbus nicht kugelförmig ist, sondern in seiner hinteren Partie in einen fast kegelförmigen Pigmentkörper ausläuft. In Wirklichkeit ist der Augenkörper auch hier wieder halbkugelig, wie die äussere Schale, die Facettenglieder bilden jedoch in ihm einen Kegel, dessen gewölbte Basis der Cornea anliegt, und dessen Spitze bis an den ventralen Rand reicht. Zwischen dem Mantel dieses Kegels und der halbkugeligen Cornea oder Sklera bleibt ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum. Zu berücksichtigen ist noch, dass bei *Evadne* viel mehr als bei *Polyphemus* und *Bythotrephes*, wo es äusserlich gar nicht auffällt, die Achsen der Krystallkegel gegen diejenigen der geraden Rhabdome geneigt sind, so dass hier deutlich die Facettenglieder und damit auch der von ihnen gebildete Kegel nach der Ventralseite zu gebrochen erscheinen.

Dies ist von Claus (1877, Fig. 21) in der Abbildung von *Evadne spinifera* sehr schön dargestellt, welche eine richtige Seitenansicht des Auges giebt.

Eine solche bei *Evadne* zu erlangen, ist nach meinen Beobachtungen äusserst schwierig, da die Medianebene des Körpers, wie es scheint, in den meisten Fällen nicht mit derjenigen des Auges zusammenfällt. Ob es sich dabei um eine noch kurz vor dem Tode erfolgte seitliche Drehung des Auges handelt, oder ob der von der Rückenhaut gebildete Höcker dem Tiere seit-

lich aufsitzt, ist mir nicht klar geworden. Jedenfalls ist in der Regel, wenn sich der Körper in der Seitenlage befindet, dem Beschauer mehr oder weniger die Ventralseite des Auges zugewendet.

Daher geben denn auch die Abbildungen von Müller (1868, Taf. VI., Fig. 11), Lovén (l. c. Fig. 2), Claus (1862, Fig. 1; 1877, Fig. 15 und 16) nach meiner Meinung keine genau orientierten Seitenansichten des Auges.

Bei *Podon* (cf. Fig. 30) haben wir schliesslich einen Augenkörper von ähnlichem Aussehen, wie bei *Evadne*. Er zeichnet sich nur dadurch aus, dass in den mit Flüssigkeit erfüllten Raum um den Kegel der Facettenglieder herum noch drei Reihen von den übrigen isolierter Krystallkegel hineinragen, die aber wenig das ganze Bild verändern.

Diese Eigentümlichkeit des Auges haben sowohl Müller (1868), als auch Claus (1862, 1877) hervorgehoben und in ihren Abbildungen trefflich zum Ausdruck gebracht.

Beide beschreiben ausserdem auch noch zwei Nebenaugen am hinteren Rande des Augenkegels, welche Claus jedoch schon in seiner letzten Arbeit ganz richtig als zwei von dem grossen Augenkörper abgelöste Facettenglieder deutete.

## B. Anordnung und Grössenverhältnisse der Facettenglieder.

Während sich die ungleiche Länge der Krystallkegel einfach nach dem verschieden grossen Abstande des Pigmentkörpers von der Oberfläche des Augenkörpers beurteilen lässt, wird die Anordnung und relative Länge der Facettenglieder erst auf Schnitten durch das Auge erkannt.

Es erklärt sich dieses daraus, dass das in der Mitte des Auges angehäufte Pigment die proximalen Enden der Facettenglieder vollständig den Blicken entzieht.

Immerhin hätte eine genauere Betrachtung und Überlegung, wenigstens was das Auge von *Bythotrephes* anbelangt, auch früher schon zur Erkenntnis des wahren Sachverhalts führen können.

Claus hatte zum Beispiel bei der Zergliederung des Augenkörpers gefunden, dass zu den langen dorsalen Krystallkegeln auch ähnlich lange Rhabdome gehören, zu den kurzen ventralen Kegeln aber ganz kurze Nervenstäbe (1877, Fig. 6a und b). Da nun der Pigmentkörper als Halbkugel erscheint, liegt es auf der Hand, dass unter diesen Umständen die Enden aller Facettenglieder nicht, wie im Kugelauge der Daphniden, im Centrum des Pigmentballens liegen können, sondern dass die langen Rhabdome über dasselbe hinausreichen müssen.

Damit ist aber, wenn man ausserdem noch die Zahl der Kegel auf der dorsalen Hälfte mit derjenigen auf der ventralen vergleicht, auch die Zweiteiligkeit des Auges zur absoluten Notwendigkeit gemacht. Dieselbe wird meiner Ansicht nach auch durch die ausgezeichnete Abbildung Weismanns (1878, Taf. VII, Fig. 1) geradezu *ad oculos* demonstriert.

Bisher fehlte jedoch noch jeder Anlass zu derartigen Spekulationen. Erst der Zufall führte Samassa (1891) zu seiner Entdeckung des wunderbaren Aufbaues des Auges von *Bythotrephes*, und Gründe der in der Vorbemerkung erwähnten Art veranlassten Chun, dasselbe einer genaueren Untersuchung zu unterziehen.

Da bezüglich des Auges von *Bythotrephes* also schon der Boden geebnet ist für eine Darstellung dieser ungewohnten Verhältnisse, so will ich bei meinen Ausführungen ebenfalls von dieser Gattung ausgehen. Hat man sich erst mit dem Aufbau dieses Auges vertraut gemacht, so werden auch die Eigentümlichkeiten der übrigen Polyphemidenaugen ohne weiteres verständlich.

## 1. Bythotrephes longimanus Leydig.

Wie ich bereits bemerkte, tritt bei dieser Polyphemide die ausserordentliche Länge der dorsalen Krystallkegel auf den ersten Blick in die Erscheinung. Der Pigmentkörper ist vom oberen Rande beinahe fünf mal so weit entfernt als vom unteren. Ausserdem nimmt man wahr, dass die oberen Facetten einen grösseren Durchmesser haben, als die unteren, die untere Hälfte des Augenkörpers also von einer viel grösseren Zahl von Facettengliedern gebildet wird, als die obere. Die Erklärung für diese Ungleichmässigkeit giebt uns nun sofort ein Längsschnitt durch das Auge (Fig. 1) (cf. Samassa 1891, Taf. VI, Fig. 36 und Chun 1896, Holzschnitt pag. 253).

Man sieht auf einem solchen, dass es sich um zwei völlig selbständige Gruppen von Facettengliedern handelt. Die langen dorsalen erstrecken sich über das Centrum des Auges hinaus bis an den unteren Rand desselben und konvergieren sämtlich nach einem Punkte desselben, so dass sie also auf dem Schnitte einen Peripheriewinkel von 45° ausfüllen, dessen hinterer Schenkel parallel der Vorderseite des Ganglions verläuft und mit dem Durchmesser des Halbkreises des Augenkörpers zusammenfällt.

Das noch von dem Halbkreise übrig bleibende Segment enthält alle kurzen Facettenglieder des Schnittes, welche wiederum nach einem Punkte konvergieren. Dieser liegt am vorderen Schenkel des Peripheriewinkels nicht genau in dessen Mitte, sondern etwas weiter nach dem Scheitelpunkt desselben hin.

Die kurzen Facettenglieder erscheinen mithin wie die Stäbe eines Fächers angeordnet, dessen Oeffnung 180° beträgt. Die Gesamtheit der langen dorsalen Facettenglieder wird fortan kurz als „Frontauge“ bezeichnet werden, während alle unteren kurzen Facettenglieder als „Ventralauge“ zusammengefasst werden.

Aus dem Bilde des Längsschnittes allein ist aber noch nicht eine richtige Vorstellung von der räumlichen Anordnung aller Facettenglieder zu erlangen. Das beweist die Angabe Chuns, dass „das Frontauge kegelförmig gestaltet ist und das Ventralauge nahezu halbkugelige Form aufweist“ (1896, pag. 253).

Es liegt nämlich der Gedanke sehr nahe, dass alle Facettenglieder des Ventralauges, ebenso wie die auf dem Längsschnitte sichtbaren, nach einem gemeinsamen Mittelpunkte hinstrahlen.

Dass dem nicht so ist, lehrt ein Horizontalschnitt durch das Auge, der genau durch die Achse des Fächers in Fig. 1 geführt ist. Ein derartiger Schnitt (Fig. 2) zeigt, dass sich das Ventralauge aus einigen zwanzig einzelnen Fächern zusammensetzt, deren Ebenen senkrecht zu der Schnittebene stehen und deren Centren in einem Halbkreise rings um das Frontauge angeordnet sind.

Die Facettenglieder des Ventralauges strahlen also nicht nach einem gemeinsamen Centrum hin. Seine Gestalt ist daher nicht die einer Halbkugel, sondern die eines ringförmigen Wulstes mit halbkreisförmigem Querschnitte.

Zu dieser Auffassung ist auch Samassa nicht gekommen, trotzdem er das Auge ebenfalls „frontal" geschnitten hat. Er spricht, wie Chun, einfach von einem kegelförmigen und einem kugelförmigen Abschnitte des Auges. Die Erklärung hierfür scheint mir darin zu finden zu sein, dass er nicht eigentliche Horizontalschnitte erzielt hat. Der von ihm abgebildete Schnitt wenigstens (l. c. Taf. VI, Fig. 37) ist, wie der Augenschein lehrt, unter ziemlich spitzem Winkel zur Medianebene geführt und trifft nur auf der rechten Seite das Ventralauge, während er auf der andern gänzlich im Frontauge verläuft. Unter diesen Umständen ist aber eine Täuschung sehr leicht möglich.

Zu bemerken wäre übrigens noch, dass auch die Ebenen der einzelnen Fächer nicht nach einer gemeinsamen Axe konvergieren. Dies gilt vielmehr nur von den der Medianebene zunächst gelegenen. Nach den Seiten zu wird die Divergenz zwischen ihnen immer grösser, so dass sich die Ebenen der seitlichen Fächer stets in neuen Kanten mit der Medianebene schneiden.

Durch den Horizontalschnitt (Fig. 2) erhält man ferner auch eine völlig klare Anschauung von der Anordnung der Facettenglieder im Frontauge.

Dasselbe stellt, wie man sieht, in der That einen Kegel dar, dessen Mantel nach hinten abgeplattet ist. In der Figur sind die Rhabdome seiner Facettenglieder sämtlich im Querschnitt sichtbar. Sie sind ganz regelmässig in Reihen angeordnet, zwischen denen die vom Ganglion herkommenden Nervenstränge verlaufen. Die Anzahl der Facettenglieder ist durchaus konstant, sie beträgt 57. Immer enthalten die beiden äussersten Reihen nur zwei Facettenglieder. Dann folgen nach der Mitte zu je eine Reihe mit drei, vier und fünf und zwei Reihen mit sechs Gliedern, in der Mitte aber schiebt sich noch eine unpaare Reihe von fünf Gliedern ein. Man hat auch hier die hexagonale Anordnung der Facettenglieder, welche, wie Parker ausführt (1891, pag. 60—66), als phylogenetisch älter zu betrachten ist, als die tetragonale. Die verschiedenen bei einer derartigen Anordnung auftretenden Kurvensysteme lassen sich in Fig. 2 deutlich nachweisen.

Was die Zahl der Facettenglieder des Ventralauges betrifft, so gelang es mir nicht, dieselbe genau zu bestimmen. Doch ergiebt sie sich annähernd aus einer Kombination der verschiedenen Schnitte. Ich schätze sie unter Berücksichtigung der nach hinten zu lockerer werdenden Anordnung der Facettenglieder auf rund 250.

Das Auge von *Bythotrephes* besitzt also im ganzen cirka 300 Facettenglieder, eine im Vergleich zu den höheren Crustaceen höchst geringe Zahl.

Die Grössenverhältnisse der Facettenglieder, der Krystallkegel und Rhabdome sind von Claus (1877, pag. 144), Samassa (1891, pag. 118) und Chun (1896, pag. 254) bereits im allgemeinen erkannt und beschrieben worden.

Wie schon erwähnt wurde, fand Claus, dass die Rhabdome des Frontauges bedeutend grösser sind, als diejenigen des Ventralauges.

Chun und Samassa geben das Verhältnis richtig wie 3 zu 1 an. Sie berichtigen auch die Angabe von Claus, dass die Krystallkegel in der Richtung vom ventralen nach dem dorsalen Rande zu allmählich immer länger und breiter werden, dahin, dass dies nur bei den Kegeln des Ventralauges der Fall ist. Ein Blick auf die Figur 1 zeigt auch sofort, dass ein allmählicher Übergang von dem einen zum andern Augenabschnitt keineswegs stattfindet, sondern dass eine recht plötzliche Abstufung unter den Facettengliedern, nämlich eine Reduktion um die Hälfte eintritt. Übrigens darf nicht übersehen werden, dass im Ventralauge die Grösse und die Dicke der Krystallkegel nach dem unteren Rande wieder etwas zunimmt. Auch die Länge der Rhabdome

bleibt nicht ganz konstant, wie es Samassa beschreibt, sondern ist in der Mitte des Fächers etwas geringer als oben und unten.

Dass die oberen Krystallkegel in einen langen Faden ausgezogen erscheinen, wird von allen drei Beobachtern hervorgehoben. Dadurch verlieren sie aber im Grunde genommen nicht die erwähnte länglich birnförmige Gestalt; sie sind nur, um bei den Vergleich zu bleiben, mit einem längeren Stiele versehen. Dieser in seinem proximalen Ende völlig cylindrische Stiel, der im Frontauge noch etwas in das Pigment hineinragt, findet sich ebensogut an den Kegeln des Ventralauges in wechselnder Länge vor, und auf seine verschiedenartige Ausbildung ist am meisten der Unterschied in der Grösse der Facettenglieder zurückzuführen.

Aus der im folgenden gegebenen Zusammenstellung lassen sich die obwaltenden Grössenverhältnisse leicht ersehen.

Die Messungen wurden an ausgewachsenen Tieren vorgenommen. Unter Krystallkegel ist der ganze aus den Kegelzellen und ihren inneren, stärker lichtbrechenden Ausscheidungen gebildete Körper verstanden (cf. pag. 31). Am Ventralauge wurden die längsten und kürzesten Facettenglieder berücksichtigt.

## a. Absolute Werte.

| | | Facetten-glieder | Rhabdome | Krystall-kegel | Stiele ders. | Kegelförmiger Endabschnitt |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Durchschnittliche **Länge** in mm: | Frontauge: | 0,332 | 0,152 | 0,180 | 0,084 | 0,096 |
| | Ventralauge: | | | | | |
| | max. | 0,152 | 0,056 | 0,096 | 0,039 | 0,056 |
| | min. | 0,084 | 0,045 | 0,039 | 0,011 | 0,028 |
| Durchschnittliche **Breite** in mm: | Frontauge: | | 0,006 | | | 0,039 |
| | Ventralauge: | | | | | |
| | max. | | " | | | 0,028 |
| | min. | | " | | | 0,017 |

## b. Verhältniszahlen.

| | | Facetten glieder | Rhabdome | Krystall-kegel | Stiele ders. | Kegelförmiger Endabschnitt |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Durchschnittliche **Länge** | Frontauge: | 11 | 5 | 6 | 2,8 | 3,2 |
| | Ventralauge: | | | | | |
| | max. | 5 | 1,9 | 3,2 | 1,3 | 1,9 |
| | min. | 2,8 | 1,5 | 1,3 | 0,4 | 0,9 |
| Durchschnittliche **Breite** | Frontauge: | | 0,2 | | | 1,3 |
| | Ventralauge: | | | | | |
| | max. | | " | | | 0,9 |
| | min. | | " | | | 0,6 |

Aus dieser Tabelle ersieht man unter anderem, dass die Facettenglieder des Frontauges viermal so lang geworden sind, als die kleinsten des Ventralauges, die Länge ihrer Rhabdome sich dabei aber nur um etwas mehr als das Dreifache vergrössert hat. Auch die Endkegel sind nur $3^1/_2$ mal so lang und ungefähr doppelt so breit geworden, die Stiele aber haben sich um das Siebenfache verlängert.

Eine ähnlich starke Differenz weisen auch bereits die Stiele im Ventralauge auf.

In dieser Beziehung kommt also das Frontauge von *Bythotrephes* dem Scheitelauge von *Phronima* ziemlich nahe, worauf auch von den genannten Beobachtern mehrfach hingewiesen ist.

## 2. Polyphemus pediculus de Geer.

Ein Grössenunterschied zwischen den Krystallkegeln tritt auch am Auge von *Polyphemus* schon äusserlich hervor. Claus hat auf denselben wohl zuerst mit grösserem Nachdruck, wenn auch nur ganz allgemein hingewiesen (1877, pag. 144). Von Chun wurde daraufhin die Vermutung ausgesprochen, dass sich auch dieses Auge auf Schnitten als zweigeteilt erweisen dürfte. Diese Vermutung bin ich in der Lage zu bestätigen. Es hat sich auch hier ein Teil der dorsalen Facettenglieder zu einem kegelförmigen Büschel vereinigt und bildet eine Art Frontauge, ähnlich dem von *Bythotrephes*. Dennoch ist der Entwickelungsmodus hier ein ganz anderer als bei dem vorigen Auge.

Auf Schnitten (Fig. 20) zeigt sich nämlich, dass nicht alle dorsalen Facettenglieder wie bei *Bythotrephes* an der Bildung des „Frontauges" teilnehmen, sondern dass die dem Ganglion zunächst liegenden beiden dorsalen Reihen von Facettengliedern ebenso kurz sind, wie die ventralen. Sie sind völlig radiär zum Ganglion angeordnet und legen sich wie ein Kragen um die Basis des Frontauges. Erst von der dritten oberen Kegelreihe an beginnt das Frontauge, dessen ziemlich gleich lange Facettenglieder wie bei *Bythotrephes* tangential zum Ganglion gestellt sind, aber nach einem Punkte konvergieren, der nicht am unteren Rande des Auges, sondern innerhalb des Ventralauges liegt. Dieses umhüllt also nicht bloss die vordere Mantelfläche des Frontauges, sondern auch die Spitze desselben.

Die Facettenglieder des Ventralauges sind an der Unterseite, also dicht am Ganglion, am kürzesten und nehmen nach vorne und oben hin ganz beständig an Grösse zu, so dass die mit ihren Kegeln dem Frontauge anliegenden vorderen Facettenglieder am längsten, fast so lang wie die des Frontauges sind. Ihre Spitzen sind sämtlich nach dem Ganglion hin gewendet und liegen in einer gekrümmten Fläche, welche sich in ziemlichem Abstande vom Frontauge um die Spitze desselben herumwölbt.

Das kegelförmige Frontauge von *Polyphemus* ist mithin rings von kürzeren Facettengliedern umgeben, dennoch liegen seine hinteren Rhabdome wie bei *Bythotrephes* unmittelbar am Ganglion. Die beiden dorsalen Reihen von kurzen Facettengliedern füllen nur den Raum zwischen den Krystallkegeln des Frontauges und dem Ganglion aus. Eine Eigentümlichkeit des Auges von *Polyphemus* ist, dass die Rhabdome fast durchgängig schwach nach unten und vorne gekrümmt sind, ebenso auch die kurzen Stiele im Frontauge. Die hintersten Glieder desselben sind infolgedessen etwas länger als die vorderen.

Auf Horizontalschnitten erscheint das Ventralauge natürlich nicht so scharf vom Frontauge abgegrenzt, wie bei *Bythotrephes*, da ein ganz allmählicher Uebergang aus dem einen in das

andere stattfindet, sowohl was die Länge, als auch was die Richtung der Facettenglieder betrifft. Ein Blick auf Fig. 20 lehrt, dass ein Schnitt, welcher die Facettenglieder des Ventralauges längs, diejenigen des Frontauges quer trifft, entsprechend der Fig. 2, nicht möglich ist. Immer werden beide zugleich schräg geschnitten, wodurch die Uebersicht über die das Frontauge bildenden Facettenglieder sehr erschwert wird.

Diese zeigen im übrigen nach dem Ganglion zu genau dieselbe Anordnung wie bei *Bythotrephes*, nur sind sie nicht ganz so zahlreich wie dort. Jeder zwischen zwei Nervenbündelschichten gelegenen Reihe fehlt am vorderen Ende ein Facettenglied im Vergleich zu *Bythotrephes*, und die mittelste Reihe besteht nur aus drei ziemlich weit auseinander gerückten Gliedern (cf. pag. 18). Ihre Gesamtzahl beträgt demnach 43. Interessant ist jedoch, dass die beiden dem Frontauge hinten noch aufgesetzten beiden Reihen von kurzen Facettengliedern zusammen 14 zählen, nämlich 8 in der hintersten, 6 in der vordersten Reihe. Durch Summierung beider Zahlen erhalten wir auf diese Art wieder 57 Facettenglieder, welche nicht zum Ventralauge gehören, gerade wie bei *Bythotrephes*. Die Zahl der Facettenglieder des Ventralauges ist nur gering, sie beträgt circa 100. Trotz der Dicke der Krystallkegel füllen sie den zur Verfügung stehenden Raum kaum aus und lassen zwischen denselben verhältnismässig grosse Zwischenräume, die dicht mit Pigment erfüllt sind. Der Anblick erinnert sehr an das Auge der Daphniden.

Auch zwischen den Kegeln der 14 dorsalen Facettenglieder drängt sich das Pigment fast bis zur distalen Kuppe derselben vor, viel weiter wenigstens als im Frontauge.

Die Gestalt der Krystallkegel ist bei *Polyphemus* gedrungener als bei *Bythotrephes*, sie geht oft in die Eiform über. Der Stiel ist nur im Frontauge und bei den längsten Facettengliedern des Ventralauges zur Ausbildung gekommen. Die Krystallkegel des letzteren sind durchgängig ebenso dick, zum Teil noch dicker als die des Frontauges, und ebenso verhalten sich die zu ihnen gehörenden Rhabdome. Die kürzesten sind gerade die stärksten und zeigen unterhalb der Kegelspitze eine kugelförmige Anschwellung (Fig. 21). Folgende Verhältniszahlen mögen wieder die relativen Grössen der einzelnen Gebilde des näheren veranschaulichen.

| | Relative Länge: | | | | | Breite: | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Facettenglieder | Rhabdome | Krystallkegel | Stiele ders. | Endkegel | Kegel | Rhabdome |
| Dorsale . . . . | 15—20 | 6—10 | 9—10 | — | 9—10 | 5 | 1—1.5 |
| Frontale . . . . | 35—40 | 20 | 15—20 | 5—7 | 10—13 | 5—6 | 1 |
| Ventrale . . . . | 15—27 | 6—14 | 9—13 | 0—3 | 9—10 | 5—7 | 1.5—3 |

Hieraus ergiebt sich also, dass die längsten Facettenglieder bei *Polyphemus* noch nicht dreimal so lang sind, als die kürzesten.

Das stärkste Wachstum erleiden, wie man sieht, die Rhabdome. Sie sind an den kurzen Facettengliedern noch kürzer, als die Krystallkegel, übertreffen dieselben aber in den vorderen Facettengliedern bei weitem an Länge (vergl. dagegen *Bythotrephes* pag. 19). Die Länge der eigentlichen Kegel verändert sich nur wenig (9 : 13). Die Stiele erreichen nicht annähernd die Grösse, wie bei *Bythotrephes*.

### 3. Podon intermedius Lilljeborg.

Der Augenkörper dieser Polyphemide ist, wie pag. 16 bemerkt wurde, durch die schon äusserlich sichtbare Trennung seiner Krystallkegel in drei isolierte Gruppen charakterisiert (vergl. die Abbildungen von P. E. Müller 1868, Taf. V, Fig. 22 und Claus 1878, Taf. VII, Fig. 23). Genaueren Aufschluss über die Anordnung und Bedeutung der einzelnen Gruppen von Facettengliedern vermögen auch hier erst wieder Schnitte durch das Auge zu liefern, da die Retinulä sämtlich in einem einheitlichen Pigmentballen verborgen liegen. Nur die beiden Nebenaugen (vergl. pag. 16) ragen aus demselben hervor.

Dass wir es bei *Podon* in der Hauptsache mit einem wohlentwickelten Frontauge zu thun haben, lässt sich schon aus der Gestalt des in der Seitenansicht keilförmig erscheinenden Pigmentkörpers erraten. Auf Längsschnitten erhält man denn auch ein Bild, welches dem in Fig. 1 dargestellten Frontauge von *Bythotrephes* überraschend ähnlich sieht (Fig. 30). Fünf bis sechs Facettenglieder strahlen von einem Punkte des ventralen Augenrandes aus und erstrecken sich diametral bis zum dorsalen Rande. Die Länge der Rhabdome, Stiele und Endkegel entspricht ziemlich den Verhältnissen bei *Bythotrephes* (vergl. pag. 19, 24). Die Pigmentierung ist auch hier nur auf die Retinulä beschränkt, zwischen denen wieder die bekannten Nervenbündel in senkrechter Richtung zur Achse des Auges deutlich sichtbar verlaufen. Die Pigmentkörnchen sind bei *Podon* aber viel dünner verteilt, als bei *Bythotrephes*, so dass auf den mit Karmin gefärbten Schnitten die Retina des Frontauges, wie die übrigen Elemente des Auges, gleichfalls rot erscheint mit Ausnahme von drei in der Mitte gelegenen Retinulen, welche sich merkwürdigerweise vor allen andern durch recht dichte, schwarzbraune Pigmenthüllen auszeichnen. Es ist diese in allen Augen mit grosser Regelmässigkeit wiederkehrende Erscheinung nach meiner Meinung kein Kunstprodukt. Durch die Anhäufung des Pigmentes heben sich auch sofort die nicht zum Frontauge gehörenden Retinulä von diesem ab. Sie bilden, wie es die Anordnung der Krystallkegel lehrt, drei an der vorderen Mantelfläche des Frontauges gelegene Reihen. Die erste dem letzteren dicht anliegende Reihe ($V_1$ Fig. 30) ist am stärksten entwickelt. Sie entspricht im allgemeinen den obersten Retinulen im Ventralauge von *Polyphemus* in bezug auf Grösse und Stellung zum Ganglion. Nur sind die ihnen zugehörenden Krystallkegel durch einen Zwischenraum von denen des Frontauges getrennt, da ihre Achsen mit der Richtung der Rhabdome einen stumpfen Winkel bilden. Die beiden untersten Reihen von Facettengliedern ($V_2$ Fig. 30) lassen sich nach ihrer ganzen Beschaffenheit den letzten kurzen Gliedern des Ventralauges von *Polyphemus* vergleichen. Ihre Rhabdome sind nur kurz, fast senkrecht zur Achse des Frontauges gestellt, und ihre Spitzen liegen derjenigen des letzteren unmittelbar an. Ihre Krystallkegel sind fast ungestielt und noch nicht ein Viertel so lang wie die des Frontauges. Der von den Kegelzellen ausgeschiedene Krystallkörper ist

eiförmig und füllt dieselben vollständig aus, ist infolgedessen fast breiter als derjenige in den langgestreckten dorsalen Kegeln, eine Erscheinung, die auch für die ventralen Kegel von *Polyphemus* (vergl. pag. 21) zutrifft. Diese beiden Reihen bilden, wie erwähnt, eine Gruppe für sich, da ihre Kegel von denen der ersten Reihe wieder durch einen Zwischenraum getrennt sind.

Schwer fällt es nun, auf Längsschnitten die erwähnten Nebenaugen zu finden. Trotz vieler Bemühungen ist es mir nicht geglückt, sie einmal in ihrer ganzen Ausdehnung zu Gesicht zu bekommen. Von ihrem Vorhandensein überzeugt man sich am besten durch Untersuchung des Auges in toto. Man sieht dann deutlich, wie Claus es beschreibt (1877, pag. 144), auf jeder Seite am hinteren Rande des Augenkörpers oberhalb des Pigmentballens einen kleinen dunkeln Pigmentfleck, dem ein winzig kleiner Krystallkegel aufgelagert ist und in welchen ein langer, zarter Nerv eintritt.

Dass es sich, wie Claus vermutet, um „einen losgelösten Abschnitt des grossen Doppelauges" handelt, scheint mir nach allen meinen Beobachtungen zweifellos. Ich glaube sogar nicht fehl zu gehen, wenn ich diese Nebenaugen als abnorm entwickelte Facettenglieder des Frontauges deute. Sie gehören meiner Ansicht nach der hintersten dorsalen Reihe an, die ja auch bei *Polyphemus* Abweichungen zeigte, und scheinen auch bei *Evadne* in etwas anderer Form vorhanden zu sein.

Ich versuchte nämlich auch hier wieder, auf Horizontalschnitten die Anzahl der Facettenglieder festzustellen, was bei der Kleinheit des Objektes allerdings schon mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden ist, und fand, dass die Anordnung der Facettenglieder des Frontauges ganz analog derjenigen bei *Bythotrephes* ist (Fig. 31). Man unterscheidet wieder eine mittlere Reihe von fünf Gliedern, welche im Vergleich zu *Bythotrephes* um ein Intervall nach dem Ganglion zu verschoben ist, und je sechs seitliche Reihen, von denen die beiden mittelsten aber statt sechs nur fünf Glieder enthalten. Dadurch wird die Krümmung der vorderen Fläche des Frontkegels etwas geringer, während die hintere wächst. Man hat nicht mehr den halbkreisförmigen Querschnitt wie in Fig. 2, sondern einen mehr ovalen. Da nun hiernach die Zahl der Facettenglieder des Frontauges nur 55 beträgt, überall aber (auch bei *Evadne*) 57 Glieder vom Ventralauge abgesondert sind, so glaube ich, liegt es am nächsten, die beiden Nebenaugen als die in der Mitte fehlenden dorsalen Facettenglieder zu deuten, welche aus der hinteren Querreihe durch das Zurückweichen der mittleren Reihe herausgedrängt wurden. Die erwähnten ihnen zugehörenden Nerven gehen jedenfalls vom hinteren dorsalen Rande der Retina aus und biegen dann seitlich um, so dass die kleinen Krystallkörper rechts und links von den Kegeln des Frontauges in der Höhe der Stiele an die Cornea stossen. Da ich, wie gesagt, keine Totalansicht dieser sonderbaren Gebilde erhalten konnte, woran auch zum Teil wohl die Beschaffenheit des Materials schuld war, so kann ich mir nur eine ungefähre Vorstellung von ihrem Aufbau machen und wage daher nicht eine Abbildung und genauere Beschreibung von ihnen zu geben. Ich will jedoch bemerken, dass ich auf einigen Schnitten deutlich den kleinen konischen Krystallkörper wahrnahm, dessen Länge ungefähr gleich der Breite der ventralen Kegel ist, und auf andern wieder den unter ihm gelegenen ebenso langen schwach pigmentierten und aus mehreren Zellen zusammengesetzten Abschnitt beobachtete, dessen Kerne von beträchtlicher Grösse sind. Es scheint also der Bau dieser Nebenaugen von dem der übrigen Facettenglieder im Prinzip nicht abzuweichen; sie sind nur ausserordentlich reduziert. Eine besondere Funktion ist ihnen aber damit wohl kaum abzusprechen.

Die Querschnitte der erwähnten drei ungewöhnlich stark pigmentierten Retinulä fallen auch hier wieder besonders in die Augen. Die am stärksten entwickelte ist in der mittleren unpaaren Reihe die vierte vom Ganglion, die beiden andern liegen seitlich von ihr in den benachbarten Reihen (Fig. 31, 32).

Auf den Horizontalschnitten lässt sich auch die Ausdehnung des Ventralauges übersehen, welches von den drei vorderen Reihen gebildet wird. Nach meiner Zählung besteht es nur aus 24 Facettengliedern. Es zeigt eine auffallende seitliche Symmetrie, indem die Facettenglieder rechts und links von der Medianebene gleichmässig verteilt sind. Die obere, dem Frontauge anliegende Reihe enthält 14 Glieder, sie umfasst dasselbe also nicht ganz. Die mittlere Reihe besteht aus sechs, die unterste aus nur vier Facettengliedern; diese sind sämtlich nach vorne gerichtet.

Bei *Podon* setzt sich also das ganze Auge aus noch nicht 100 Facettengliedern zusammen.

Die Grössenverhältnisse der einzelnen Bestandteile sind folgende:

| | Relative Länge: | | | | | Breite: | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Facettenglieder | Rhabdome | Krystallkegel | Stielders. | Endkegel | Rhabdome | Kegel |
| Frontauge . . . | 35 | 15 | 20 | 10 | 10 | 0,5 | 4 |
| Mittlere Reihe . . | 12 | 5 | 7 | 3 | 4 | 0,7 | 3,5 |
| Ventrale Reihen . | 8—9 | 5 | 4—5 | 1—2 | 3 | 1 | 3 |

### 4. Evadne Nordmanni Lovén und E. tergestina Claus.

Die Gattung *Evadne* zeigt im Bau des Auges grosse Übereinstimmung mit *Podon*. Claus (1877, pag. 144) giebt an, „dass sich bei *E. tergestina* und wahrscheinlich auch bei *E. Nordmanni* nur die oberen und vorderen lichtbrechenden Kegel erhalten haben, die unteren dagegen bis auf winzige im Pigmentkörper noch nachweisbare Einlagerungen hinweggefallen sind,“ und dass „bei *E. spinifera* auch noch von der mittleren Gruppe *(Podon)* zwei schräg nach unten stehende Kegel erhalten sind.“ Das letztere geht auch aus der von P. E. Müller (l. c. Taf. VI. Fig. 11) gegebenen Abbildung hervor, welche drei Reihen von ventralen Facettengliedern, wie bei *Podon*, erkennen lässt. Die beiden unteren sind allerdings mit sehr kleinen Kegeln ausgestattet.

Bei den von mir untersuchten Arten fand ich das Ventralauge auf nur eine Reihe kurzer Glieder reduziert, welche sich dicht an das Frontauge um dessen Spitze herum anlegen und deren kleine Krystallkegel kaum aus dem Pigment hervorragen; diese Reihe entspricht meiner Meinung nach der obersten Reihe des Ventralauges von *Podon*, so dass also die beiden untersten Reihen hier in Wegfall gekommen sind (Fig. 28).

Das kegelförmige Frontauge zeigt einen fast kreisförmigen Querschnitt. Seine Facettenglieder sind in der üblichen Weise in Reihen angeordnet, zwischen denen die Nervenbündel verstreichen. Ihre Zahl beläuft sich nach meiner Zählung wieder auf 57, wenn ich zwei am hintern Rande der Retina gelegene Glieder mit ganz kleinen Krystallkegeln, wie sie sich im Ventralauge finden, hinzurechne. Dieselben scheinen mir nämlich nicht dem letzteren zuzugehören, da sie höher inseriert sind und jenes kaum so weit um das Frontauge herumreicht. Sie füllen die seitlichen Lücken zwischen dem stark gewölbten Kegelmantel des Frontauges und dem flacheren Ganglion aus und würden den bei *Podon* vorhandenen „Nebenaugen" entsprechen. Da sie nicht über den Pigmentballen emporragen, so fallen sie äusserlich wenig in die Augen.

Die Zahl aller Facettenglieder beträgt hiernach bei *Evadne* ungefähr 80.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Augen von *Podon* und *Evadne* besteht in der Art der Pigmentierung. Bei *Evadne* ist nämlich das Pigment noch dichter gehäuft, als bei *Bythotrephes*, so dass die Retina mit Ausnahme der Rhabdome auf Schnitten gleichmässig tief schwarz erscheint (Fig. 29).

Ueber die Grössenverhältnisse der einzelnen Bestandteile des Auges mögen schliesslich wieder nachfolgende Zahlen Auskunft geben:

| | Relative Länge: | | | | | Breite: | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Facettenglieder | Rhabdome | Krystallkegel | Stiele ders. | Endkegel | Rhabdome | Kegel |
| Frontauge . . . | 21 | 10 | 11 | 6 | 5 | 1 | 3 |
| Ventralauge . . | 7 | 5 | 2 | – | — | bis 1 | 1 |

## 5. Leptodora hyalina Lilljeborg.

Wie *Leptodora* bezüglich ihres ganzen Körperbaues eine Sonderstellung innerhalb der Gruppe der *Cladoceren* einnimmt, so zeigt auch ihr Auge eine ganz eigenartige Ausbildung. Wir haben hier die Kugelgestalt des Daphnidenauges in höchster Vollendung und gleichzeitig den Bau der verlängerten Facettenglieder des Frontauges der *Polyphemiden*. Das Pigment ist durchaus auf die Retina beschränkt, und die Stiele der Krystallkegel sind wohl entwickelt, ja noch schärfer von den Endkegeln abgesetzt, als bei den andern Gattungen (vergl. pag. 27).

Durch die Abbildung und Beschreibung, welche Carrière (l. c. pag. 173–175, Fig. 136) vom Auge der *Leptodora* gegeben hat, ist der Bau desselben bereits allgemeiner bekannt geworden. Einige Ergänzungen dieser Darstellung sind aber noch notwendig, namentlich auch bezüglich der Anordnung und Grösse der Facettenglieder.

Aus Carrières Angaben und Zeichnung geht hervor, dass die Facettenglieder bei *Leptodora* alle gleich lang und radiär gestellt sind. Das ist in Wirklichkeit jedoch nicht der Fall.

Die Facettenglieder am hinteren Rande sind stets bedeutend kürzer und divergieren stärker als die vorderen. Dies hat nicht etwa darin seinen Grund, dass der Augenkörper nach hinten zu sich abplattet, sondern ist eine Folge der ungleichmässigen Verteilung der Spitzen der Facettenglieder im Pigmentkörper. Diese ordnen sich nämlich auf der Oberfläche des von hinten in das Auge eindringenden Nervenstranges an, also auf einer Fläche, welche nicht der Kugelfläche des Augenkörpers parallel ist. Demzufolge können nur die vorderen Glieder nach einem gemeinsamen Scheitel gerichtet sein, die hinteren Glieder aber werden, da ihre Spitzen weiter nach dem Ganglion zu rücken, immer mehr aus der radiären Stellung verschoben und verlieren dabei gleichzeitig an Länge.

Noch mehr als auf Horizontalschnitten — einen solchen bildet Carrière ab — tritt diese Unregelmässigkeit auf Längsschnitten in die Erscheinung (Fig. 24). Hier zeigt sich sogar ein Unterschied zwischen den dorsalen und ventralen Facettengliedern, auf den bereits Chun (l. c. pag. 255) aufmerksam machte. Die dorsalen sind nämlich im Durchschnitt auch bei *Leptodora* etwas länger als die ventralen, was sich daraus erklärt, dass der Nervenstrang, wie man nun sieht, nicht in der Augenachse verläuft, sondern etwas schräg von oben her nach dem Centrum hin abfällt. Seine Gestalt ist also die eines konischen, seitlich zusammengedrückten Zapfens, dessen Spitze von oben nach unten schief abgestutzt ist, aber dabei an allen Stellen abgerundet bleibt. In der Medianebene stehen seine einzelnen Durchmesser an der Spitze, am Rande der Retina und am Rande des Augenkörpers ungefähr in dem Verhältnis 1 : 2 : 3.

Wir sehen also, dass sowohl die Konvergenz, als auch die Länge der Facettenglieder von vorn nach hinten zu stetig, jedoch auf der ventralen Seite schneller als auf der dorsalen abnimmt. Dies mag die nachfolgende Tabelle noch besser veranschaulichen.

| | Relative Länge der | | |
|---|---|---|---|
| | Facettenglieder | Rhabdome | Krystallkegel |
| Am oberen Rande . . . | 20 | 5 | 15 |
| Dorsale . . . . . | 23 | 10 | 13 |
| Frontale . . . . . | 25 | 10 | 15 |
| Ventrale . . . . . | 20 | 7 | 13 |
| Am unteren Rande . . . | 18 | 5 | 13 |

Man bemerkt hier übrigens, dass die oberen und unteren Krystallkegel etwas kürzer sind, als die vorderen und hintersten dorsalen. Dies ist darauf zurückzuführen, dass der Augenkörper, so viel ich beobachtete, nie eine ganz regelmässige kugelige Form hat, sondern etwas in die Länge gestreckt erscheint, während der Pigmentkörper gleichmässiger gekrümmt ist.

Die Breite der Facettenglieder und Krystallkegel ist im grossen und ganzen die gleiche. Auf dieselbe Einheit zurückgeführt, wie die obigen Grössen, würde sich die Breite der Basis der Facettenglieder auf 4 stellen. Der Krystallkörper im Innern des Endkegels ist jedoch bedeutend schmaler (2.5) und hebt sich viel stärker von dem Plasma der Kegelzellen ab, als in den Augen der übrigen Gattungen. Er ist spitz kegelförmig, aber seine Spitze geht nicht allmählich in den Stiel über, sondern dieser ist an seinem distalen Ende ebenso dick wie der Endkegel an seiner breitesten Stelle (2.5), stellt also ebenfalls einen langgestreckten Kegel dar. Es sieht demnach so aus, als ob zwei Kegel über einander gestellt seien (Fig. 25). Der Endkegel ist durchschnittlich ungefähr halb so lang, wie der Stiel; bei den dorsalen Gliedern ändert sich dieses Verhältnis noch etwas zu seinem (des Stieles) Gunsten.

Was die Anzahl der Facettenglieder betrifft, so muss ich mich wieder auf eine Schätzung derselben beschränken. Carrière giebt an, dass ungefähr 24 Einzelaugen auf einem Schnitte durch das Centrum sichtbar werden.

Legt man diese für die Rechnung günstige Zahl, die vielleicht noch etwas zu klein ist, zu Grunde, so lässt sich durch eine einfache Ueberlegung unter Berücksichtigung der Kugelgestalt des Auges und der hexagonalen Anordnung der Facettenglieder die Zahl derselben, wie bei *Bythotrephes*, auf rund 300 feststellen.

---

Die im Vorstehenden enthaltenen Angaben über den Bau des Auges der verschiedenen Polyphemidengattungen bestätigen in vollem Umfange die von Chun ausgesprochene Ansicht, dass auch bei den *Cladoceren* das Auge einzelner Vertreter dieser Gruppe im Laufe der Zeit Umbildungen erfahren hat, welche den bei den Tiefseecrustaceen nachgewiesenen im Prinzip gleichkommen. Es fragt sich nur, inwieweit die von Chun auf Grund der ihm bekannten Thatsachen gegebene Ableitung der verschiedenen Augenformen (vergl. pag. 8) auch mit den durch die vorliegenden Untersuchungen bekannt gewordenen morphologischen Einzelheiten im Einklange steht.

Chun stellt an die Spitze seiner Reihe das Auge von *Leptodora*, welches noch die Kugelgestalt des Daphnidenauges aufweist, und leitet aus diesem die übrigen Augenformen in der Reihenfolge ab, wie sie durch die Ausbildung des Frontauges im Verhältnis zum Ventralauge bedingt wird.

Aus den vorstehenden Mitteilungen geht nun aber wohl hervor, dass dem Daphnidenauge, welches natürlich als Ausgangspunkt aller Umbildungen angesehen werden muss, am nächsten in seinem Baue das Auge von *Polyphemus* steht.

In diesem Auge haben wir noch sämtliche Uebergangsstufen in der Ausbildung des Facettengliedes, d. h. den ganzen Umformungsprozess des Auges vor uns. An seinem hinteren Rande ist gewissermassen das Daphnidenauge mit den kurzen, dicken Krystallkegeln und Rhabdomen und seiner fast bis an die Oberfläche des Auges reichenden Pigmentierung noch unverändert er-

halten, und nach vorne zu treten auf der ventralen Seite an den Facettengliedern ganz allmählich die Modifikationen in die Erscheinung, welche das Polyphemidenauge im Gegensatz zu dem der *Daphniden* charakterisieren, nämlich die Verlängerung der Rhabdome und der Krystallkegel mit gleichzeitiger Bildung eines Stieles an denselben und das Zurückweichen des Pigmentes in den Bereich der Retina. Während in ersterer Beziehung die Umbildung schon so weit vorgeschritten ist, dass die längsten Facettenglieder sich mit ihren Spitzen am hinteren Rande vereinigen mussten und so ein kegelförmiges Frontauge bildeten, ist in letzterer Beziehung die Stufe, auf welcher die Augen aller übrigen Gattungen stehen, bei *Polyphemus* noch nicht erreicht.

Aus diesem Auge ist dann am leichtesten dasjenige von *Podon* abzuleiten.

Das Frontauge ist hier schon zu grösserer Vollkommenheit gelangt, es umfasst auch die hinteren dorsalen Facettenglieder, mit Ausnahme zweier, welche nicht mit ihm in Verband getreten sind und eine abnorme Ausbildung aufweisen. Von den Facettengliedern des Ventralauges, deren Zahl geringer geworden ist, besitzen die längeren bereits völlig pigmentfreie Krystallkegel, während die untersten mit ihren kurzen Rhabdomen, eiförmigen Krystallkörpern und dichter Pigmentierung noch ganz den ursprünglichen Habitus zeigen. Die Anordnung der Glieder im Ventralauge entspricht ganz derjenigen bei *Polyphemus*.

Von dieser Augenform zum Auge der *Evadne*-Arten ist nur ein Schritt. *E. spinifera* mit ihren drei Reihen ventraler Glieder zeigt noch die wenigsten Abweichungen. Sie bestehen in dem Fehlen jener beiden „Nebenaugen“ und in der Verkümmerung der Krystallkegel in den beiden unteren Reihen des Ventralauges. Bei *E. Nordmanni* und *E. tergestina* ist die Reduktion des Ventralauges schon weiter fortgesetzt; es ist nur noch eine Reihe von rudimentären Krystallkegeln vorhanden. Daneben bestehen aber zwei den „Nebenaugen“ von *Podon* entsprechende dorsale Glieder mit gleichfalls verkümmerten Krystallkegeln.

Damit haben die Umbildungen nach dieser Richtung hin vorläufig ihren Höhepunkt erreicht; es sind fast nur die stark verlängerten dorsalen Facettenglieder des Frontauges als Sehorgan übrig geblieben. In diese kontinuierliche Reihe von Umbildungen, deren Endglieder das Daphnidenauge und das Auge von *Evadne* sind, lassen sich aber schwerlich die Augenformen von *Bythotrephes* und *Leptodora* einordnen. Wohl kann man das erstere, soweit seine Gliederung in betracht kommt, sehr gut von dem Auge des *Polyphemus* ableiten (vergl. pag. 35), es steht aber keinesfalls z w i s c h e n diesem und demjenigen von *Podon*. Denn einmal sind bei *Bythotrephes* schon alle dorsalen Facettenglieder zum Frontauge vereinigt, und zum andern sind auch bereits sämtliche Glieder des Ventralauges dem Umbildungsprozess anheimgefallen, insofern sie schmale stäbchenförmige Rhabdome und gestielte, verhältnismässig lange pigmentfreie Krystallkegel besitzen. Dazu ist bei *Bythotrephes* die Zahl der Facettenglieder im Vergleich zu *Polyphemus* annähernd um das doppelte gestiegen, während sich in der oben beschriebenen Reihe von *Polyphemus* ab gerade eine Reduktion der Zahl der Facettenglieder, und zwar bei *Podon* sofort um die Hälfte, nachweisen liess. Das Auge von *Bythotrephes* muss also als Glied einer besonderen Reihe angesehen werden, die gleichfalls vom Auge des *Polyphemus* ihren Ausgang nimmt, oder aber von dem der *Leptodora*.

Denn das Auge der letzteren zeigt im Grunde genommen nicht mehr Abweichungen von dem des *Bythotrephes*, als das Auge von *Polyphemus*. Vor allen Dingen besitzt es ungefähr die gleiche Zahl von Facettengliedern, wie jenes, ferner sind diese bereits alle retinopigmentär und mit stabförmigen Rhabdomen und langen gestielten Krystallkegeln versehen, und schliesslich

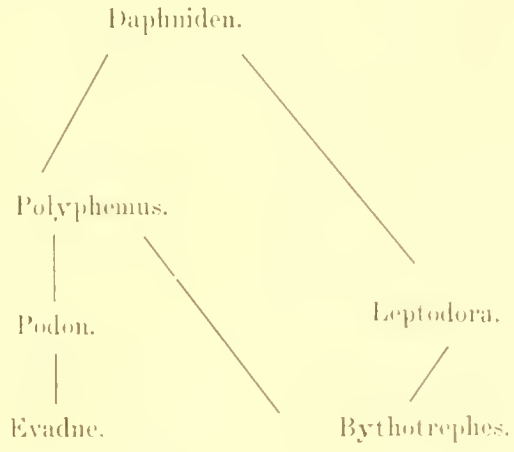
lassen sich auch bei *Leptodora* Ansätze zur Bildung eines Front- und Ventralauges deutlich erkennen. Namentlich erscheint auf Längsschnitten die Anordnung der Facettenglieder auf der Ventralseite bereits ähnlich fächerartig, wie bei *Bythotrephes*.

Das Auge von *Leptodora* lässt sich aber auf keinen Fall in die *Polyphemus*-Reihe, etwa als Zwischenglied zwischen dem Daphnidenauge und dem von *Polyphemus*, einordnen, da es sich trotz seiner Kugelgestalt bereits weiter vom Daphnidenauge entfernt hat, als das Auge von *Podon*, dem noch einige der primitiven Krystallkegel anhaften.

Es muss daher das Auge von *Leptodora* ebenfalls unmittelbar aus dem Daphnidenauge abgeleitet werden. Seine Ausbildung ist freilich nach einer besonderen Richtung hin erfolgt und ebenso eigenartig, wie die des ganzen Körperbaues; sie bestätigt aber die Ansicht von Claus, welcher in *Leptodora* nicht, wie Weismann, eine Art *Urdaphnide*, sondern ein extrem aberrantes Glied der *Cladoceren* sieht (Claus, 1876, pag. 368).

Nach meinem Dafürhalten lassen sich also die beschriebenen Augenformen am natürlichsten in folgender Weise auseinander ableiten:

Die Stammform ist das Daphnidenauge; aus ihr leitet sich einerseits das Auge von *Polyphemus*, andererseits das von *Leptodora* ab. Das erstere bildet die Vorstufe für das Auge von *Podon*, welchem sich weiter das von *Evadne* anreiht. Das Auge von *Bythotrephes* ist trotz des Ueberwiegens des Ventralauges über das Frontauge schon weiter in der Umbildung vorgeschritten, als das Auge von *Podon* und muss daher entweder als Glied einer besonderen gleichfalls von *Polyphemus* ausgehenden, aber nach einer andern Richtung verlaufenden Reihe aufgefasst werden, oder ist auf das Auge von *Leptodora* zurückzuführen, mit dem es die grosse Zahl und Gleichartigkeit der Facettenglieder gemein hat. Die sich hiernach ergebende Verwandtschaft zwischen den verschiedenen Augenformen dürfte durch folgendes Schema veranschaulicht werden:



# Die Elemente der Facettenglieder.

Der in der äusseren Kugelschale suspendierte Augenkörper baut sich aus drei Lagen von Zellen auf, welche bei allen *Polyphemiden* in gleicher Weise gruppiert sind. Die innerste Zelllage bildet die Retina. Ihre Zellen ordnen sich so, dass immer sieben auf ein Facettenglied kommen. Fünf davon, die „Retinulazellen" stehen in gleicher Höhe; sie sind stark in die Länge gestreckt und rund um das Rhabdom herum angeordnet, welches als Differenzierungsprodukt ihres Plasmas anzusehen ist. In den kurzen Gliedern sind die Rhabdome keulenförmig (Fig. 21), in den langen dagegen regelmässig cylindrisch, stabförmig (Fig. 13, 23). Ihr Querschnitt ist kreisförmig bei *Bythotrephes* (Fig. 8), *Podon* (Fig. 32) und *Evadne* (Fig. 29), unregelmässig fünfeckig bei *Polyphemus* (Fig. 22) und *Leptodora* (Fig. 26) und lässt stets einen intensiv gefärbten Kern von einem glashellen Mantel unterscheiden; das proximale Ende ist stets etwas zugespitzt. Ueberall lässt sich bei ihnen die Plättchenstruktur nachweisen, am gröbsten ist dieselbe bei *Polyphemus* (Fig. 21, 23). Die Retinulazellen liegen natürlich dem Rhabdom dicht an und bilden eine geschlossene Scheide um dasselbe, erst an ihrem distalen Ende sind sie deutlicher von einander geschieden und sogar stark verbreitert; ihre Kuppen ragen noch beträchtlich über das Rhabdom hinaus (Fig. 13, 21, 25). Der Querschnitt der Retinula ist daher am proximalen Ende kreisförmig (Fig. 2, 8e, 31), am distalen Ende rosettenartig (Fig. 8a–d, 22, 26, 32). In den angeschwollenen distalen Enden der Zellen liegen ungefähr in gleicher Höhe auch die grossen runden Kerne. Das Pigment, welches nicht an besondere Pigmentzellen gebunden ist, sondern in den Retinulazellen ausgeschieden wird, lässt in der Regel diesen Teil der Zelle frei, nur bei *Polyphemus* und im Frontauge von *Bythotrephes* sind auch die Kerne dicht in Pigment eingehüllt (Fig. 1, 13, 20, 21).

Ueber den Eintritt der Nervenfasern vergl. pag. 40.

Unmittelbar an das Rhabdom schliesst sich dann nach aussen der Krystallkegel an, sodass seine Spitze noch von den keulenförmig verbreiterten Enden der Retinulazellen umgeben ist. Diese weichen hier, wie bereits bemerkt wurde, auseinander, und in die dadurch entstehenden Zwischenräume drängen sich die beiden letzten der erwähnten 7 Zellen mit ihren zipfelartigen proximalen Enden hinein (Fig. 7, 8a und b). Die Rosetten der Retinulazellen erscheinen daher auf derartigen Querschnitten nicht regelmässig polyedrisch, sondern erinnern in ihrem Aussehen sehr an die unregelmässige Blumenkrone von Viola. Die fünf Blätter sind nämlich in zwei Gruppen zu zweien und dreien gestellt, zwischen denen jene beiden Zellen sichtbar sind. Mit Ausnahme von *Polyphemus* sind diese nicht pigmentiert und stets mit nur wenigem körnigen Plasma erfüllt, welches gerade ausreicht, die ansehnlichen ovalen Kerne in der Mitte ihres Lumens zu suspendieren (u. stz. Fig. 7, 13, 20, 21, 25, 27c, 28, 30). Ihre Membranen sind dagegen stark entwickelt, und ihre Aufgabe besteht allem Anschein nach nur darin, die Zwischenräume zwischen den Spitzen der Krystallkegel auszufüllen und den Stielen derselben einen Halt zu geben. Dafür spricht auch ihre regelmässige epithelartige Anordnung. Auf dem Querschnitt erscheinen sie, oberhalb der Retinulazellen, rechteckig und umfassen den Kegelstiel gerade, wie die Backen einer Holzklemme eine Glasröhre (Fig. 7, 18). Wo die Stiele, wie in den Frontaugen von *Bythotrephes* und *Podon* besonders stark entwickelt sind, reichen sie nicht bis zwischen die Endkegel hinauf, sondern bilden eine nach aussen völlig ebene und mit der Cornea parallel verlaufende Zellplatte

um die Retina herum (Fig. 1, 30). Der noch übrig bleibende Raum zwischen den Kegeln wird dann von der schon erwähnten blutähnlichen Flüssigkeit erfüllt (vergl. pag. 14). Samassa bildet diesen Raum naturgetreu ab (l. c. Taf. VI, Fig. 36, S P.), deutet aber die ihn erfüllende Substanz „als eine bindegewebige Platte, welche vom Bindegewebe des Kopfes entspringt und bogenförmig in gleichmässigem Abstande von den Enden der Pigmentbecher nach vorne zieht und sich hier an der Hüllmembran des Auges befestigt" (l. c. pag. 118—119). Jedenfalls hat Samassa die auf Schnitten in der Substanz sichtbar werdenden rundlichen farblosen Körperchen für Kerne angesehen (hlr. Fig. 1, 13). Diese sind meiner Meinung nach aber nichts anderes als Vakuolen, die sich bei der Gerinnung gebildet haben und welche man in ganz derselben Weise auch in der übrigen Blutflüssigkeit findet. Uebrigens entspricht diese Erklärung auch völlig den von Claus (1879, pag. 74) an *Phronima* und von Chun (l. c. pag. 218) an *Arachnomysis* gemachten Befunden. — Ueberall, wo die Facettenglieder kürzer sind, wird der Raum zwischen den Krystallkegeln allein von jenen beiden Zellen erfüllt, welche sich also in diesen Fällen auch nach oben hin zuspitzen müssen. Sie erscheinen dann bisweilen ausserordentlich gestreckt, ihre Kerne liegen aber immer in der Nähe der Retina in gleicher Höhe angeordnet. Besonders bei *Polyphemus* fallen die beschriebenen Zellen in ihrem Verlauf zwischen den Krystallkegeln bis zu deren distalen Enden in die Augen, da sie hier pigmentiert sind und das Pigment bei dem geringen Plasmainhalt der Zellen auf Schnitten hauptsächlich den Rändern derselben angelagert erscheint; die Mitte bleibt ziemlich klar (Fig. 20, 21).

Die Deutung dieser Zellen, welche bisher nur von Weismann (1874, pag. 364) und Carrière (l. c. pag. 174) bei *Leptodora* gesehen, aber nicht in ihrer Zahl bestimmt worden sind, kann verschieden ausfallen, je nachdem man auf das eine oder andere Merkmal Gewicht legt. Ihre Pigmentierung bei *Polyphemus*, sowie ihre Lage um die Krystallkegel herum, auch ihre Zweizahl lassen sie als den sog. Hauptpigmentzellen entsprechende Gebilde erscheinen. Andererseits ist aber ebensowohl die Auffassung berechtigt, sie als nach oben geschobene Retinulazellen anzusehen, welche aus diesem Grunde ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben. Ihre engere Beziehung zur Retina ergibt sich daraus, dass sie in den genannten Frontaugen von den Endkegeln zurückweichen, nicht aber von der Retina und auch hier tief zwischen die Retinulazellen eindringen. Ich neige mich der letzteren Ansicht um so mehr zu, als bei den meisten Arthropoden sich sieben Zellen an dem Aufbau der Retinula beteiligen.

Die zweite Zelllage des Augenkörpers dient zur Erzeugung des dioptrischen Apparates. Je fünf Zellen derselben kommen auf ein Facettenglied und gehen fast ganz in der Bildung eines Krystallkörpers auf. Am meisten ist dies der Fall bei *Polyphemus* und den kurzen Gliedern von *Podon*, am wenigsten bei *Leptodora*. Von dieser sagt Carrière (l. c.) sehr anschaulich: „Der Krystallkegel ist in seiner ganzen Länge von einer Anzahl Zellen umgeben, dem Umhüllungsschlauche Leydigs; am äusseren Ende bilden sie eine zusammenhängende sackartige Hülle um die Basis des Kegels, in deren Umfang auf einer Schnittebene bis zu vier Kerne sichtbar werden, so dass deren Zahl wohl auf fünf geschätzt und dieser Teil der Hülle mit den Kernen als die Reste der Kegelbildungszellen betrachtet werden dürfte." In der That wird es auf Querschnitten (Fig. 4, 5, 6, 19, 27) überall vollkommen deutlich, dass man es mit fünf getrennten Zellen zu thun hat, da die längst bekannte Fünfteilung des Krystallkörpers sich auch auf den ihn umhüllenden Zellmantel erstreckt. Die fünf seitlich zusammengedrückten Kerne (n. k. in den Figuren) liegen an den Seiten des Krystallkörpers, diesem dicht angelagert ungefähr an der dicksten Stelle

des Endkegels, dort wo Chun bei *Bythotrephes* die „interfacettären Elemente“ vermutete. Während die distalen Enden der Kegelzellen noch undifferenziertes Plasma enthalten und nur in lockerem Verbande mit einander stehen, was aus dem leichten Zerfall des Krystallkörpers hervorgeht, sind ihre proximalen Enden in den innigsten Zusammenhang mit einander getreten und bilden gemeinsam den fast einheitlichen kreisrunden Stiel. Nur bei *Leptodora* ist, wie auch schon von Weismann (1874, pag. 364) beobachtet wurde, dieser ganz auffallend in fünf Teilstücke gegliedert (Fig. 26 a), deren proximale Enden merkwürdigerweise nicht mit gefärbt werden. Dass die Gestalt des ausgeschiedenen Krystallkörpers verschieden sein kann und namentlich bei *Leptodora* (Fig. 25) von der Kegelgestalt abweicht, wurde schon (pag. 27) erwähnt.

Die dritte äusserste Zelllage endlich giebt die Umhüllung des Augenkörpers ab, welche als Cornea resp. Sklera bezeichnet wurde.

Da diese schon genauer beschriebene Membran der Basis der Facettenglieder ganz dicht aufliegt, so sind ihre Matrixzellen in die trichterförmigen Zwischenräume zwischen den distalen Enden der Krystallkegel hineingedrängt. Man sieht sie auf Längsschnitten ziemlich tief zwischen die Kegel eindringen. Sie sind immer wie die Cornea selbst ungefärbt und glashell, weshalb ihre kleinen Kerne auch noch ganz gut zu erkennen sind (Fig. 13, 21, 25). Auf Querschnitten sieht man entsprechend der hexagonalen Anordnung der Facettenglieder sechs Kerne um jede Kegelbasis liegen (Fig. 3, 27 a). Es kommen also, wie bei allen Crustaceen, zwei Corneazellen auf jedes Facettenglied.

Fassen wir das Ergebnis noch einmal zusammen, so stellt sich der Bau der Facettenglieder bei den Polyphemiden also folgendermassen dar:

| Gesamtzahl der Zellen eines Facettengliedes = 14. | Corneazellen | Kegelzellen | Stützzellen | Retinulazellen |
|---|---|---|---|---|
| | 2 | 5 | 2 | 5 |

Die letzteren sind entweder als Hauptpigmentzellen oder als Retinulazellen aufzufassen, die aber in beiden Fällen ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben.

Diese Verhältnisse waren bisher nur sehr ungenügend bekannt. Corneazellen wurden nach Parker (1891, pag. 77) bei den Cladoceren überhaupt noch nicht beobachtet; jedenfalls wurden sie nicht als solche gedeutet. Aus der Beschreibung und Abbildung Carrières geht nämlich hervor, dass er die Corneakerne bei *Leptodora* zwar gesehen, sie aber für diejenigen der der Kegelzellen gehalten hat, und auch Weismann (l. c.) erwähnt nur, dass die Lücken zwischen den Kaspeln der Kegel am distalen Ende von dreieckigen klaren Zellen ausgefüllt werden.

Die Fünfteiligkeit des Krystallkörpers ist seit Leydig zwar von allen Beobachtern festgestellt, und daraufhin die Zahl der Kegelzellen auch auf fünf angenommen worden. Die Kerne dieser Zellen sind aber bis jetzt nur von Chun bei Embryonen von *Bythotrephes* richtig beobachtet worden.

Ueber den Bau der Retina lagen gleichfalls keine sichern Angaben vor. Die Zahl der Retinulazellen wurde von Chun *(Bythotrephes)* und Parker *(Evadne)* auf fünf nur geschätzt, ihre Kerne haben Carrière *(Leptodora)* und Chun *(Bythotrephes)* zwar gesehen, aber nicht der Zahl nach bestimmen können, und von dem Vorhandensein der Stützzellen konnten sich allein Weismann und Carrière bei *Leptodora* überzeugen.

# Zur Entwickelung des Auges.

## A. Entstehung des Augenkörpers.

Wenn es mir bei der Beschränktheit des Materials auch nicht möglich war, die Entwickelung des Auges bei allen Gattungen und in allen Einzelheiten zu verfolgen, so reichten die in den Bruträumen von *Bythotrephes* und *Polyphemus* vorgefundenen Embryonen doch aus, um mir über die wichtigsten und allgemeinsten entwickelungsgeschichtlichen Fragen Klarheit zu verschaffen. Den besten Anhalt bot mir bei diesen Studien die vortreffliche Arbeit Grobbens „Die Entwickelungsgeschichte der *Moina rectirostris*“ (1879) und ich freue mich, die von ihm zuerst für Daphniden und Estheriden nachgewiesenen Eigentümlichkeiten in der Entwickelung des Auges auch bei den Polyphemiden konstatieren zu können.

Es sind in der Hauptsache drei Fragen, welche sich bei der Betrachtung des Polyphemidenauges unwillkürlich aufdrängen, nämlich:

Auf welche Weise kommt es zur Bildung eines unpaaren Auges?

Wie entwickelt sich das Frontauge aus der Augenanlage?

Woher nimmt die Umhüllung des Auges ihre Entstehung?

In betreff der ersten Frage überzeugte ich mich zunächst davon, dass bei *Bythotrephes* und *Polyphemus*, ebenso wie bei Moina, die Verschmelzung der ursprünglich paarigen Augenanlage in der Medianebene bereits zu einer Zeit vor sich geht, wo dieselbe noch aus einer einfachen Zellschicht besteht (vergl. Grobben l. c. Taf. III, Fig. 32), dass dagegen in späteren Entwickelungsstadien von einer Spaltung des Augenkörpers nichts mehr wahrzunehmen ist.

Demgegenüber dürfte die Angabe Weismanns (1874, pag. 363) überraschen, welcher bei jugendlichen Individuen von *Leptodora* (die mir leider nicht zur Verfügung standen) „das Auge aus zwei symmetrischen Halbkugeln zusammengesetzt fand, welche in der ganzen Medianebene durch eine bis zur Pigmentschicht reichende Furche von einander getrennt waren.“

Dennoch liegt, wie ich glaube, kein besonderer Grund vor, an der Richtigkeit dieser Beobachtung zu zweifeln, da bei einzelnen Daphniden, wovon ich mich bei der Durchsicht von Planktonproben selbst überzeugen konnte, eine vollständige Vereinigung der beiden Augenhälften ebenfalls erst spät, nach dem Auftreten des Pigmentes, zu beobachten ist. In der Literatur finden sich allerdings bis jetzt nur wenige bestimmte und klare Angaben darüber. So spricht z. B. Zenker (1851, pag. 113) von „zwei“ bei jungen Daphniden sichtbaren „Augenflecken“, und Carrière (1885, pag. 172) berichtet von *Simocephalus*, dass „bei weit vorgeschrit

tenen Embryonen dieser *Daphnide* noch deutlich paarige Augen zu beiden Seiten des Gehirns gelegen sind.“ Im übrigen aber sind alle Angaben recht unbestimmt, und es bleibt vor allen Dingen fraglich, inwieweit Leydigs Darstellung (1860, pag. 36), dass bei „allen“ Daphniden die paarige Augenanlage „erst nach und nach“ zu einem Auge verschmilzt, durch eigene Beobachtungen gestützt wird. Er sagt zwar, dass man sich von der ursprünglich paarigen Anlage an Embryonen sicher überzeugen kann, scheint jedoch diese Ueberzeugung hauptsächlich aus dem Vorhandensein „einer hinteren Kerbe“ am Auge geschöpft zu haben (l. c. pag. 240).

Diese Einbuchtung des Pigmentes (Fig. 15), welche bereits von Jurine und Lievin an Embryonen von *Polyphemus* beobachtet wurde, und auf welche auch Weismann (1874, pag. 363) bei *Leptodora* grosses Gewicht legt, ist bei erwachsenen Tieren noch ebenso wahrnehmbar und rührt von den unteren, in der Nähe des Ganglions mehr nach hinten und nach den Seiten zu strahlenden Facettengliedern des Ventralauges her. Es ist also klar, dass dieselbe ebensogut auch bei einer einzigen unpaaren Augenanlage in die Erscheinung treten kann.

Demgegenüber verdient meiner Meinung nach ein anderer Umstand, der direkt gegen eine „allmähliche“ Verschmelzung zweier „Augenhälften“ bei den Polyphemiden spricht, entschieden mehr Berücksichtigung. Ich meine die mittlere unpaare Reihe von Facettengliedern im Frontauge aller Gattungen (Fig. 2, 31). Woher sie ihren Ursprung nimmt, ist mir nicht klar geworden. Es ist nur denkbar, dass die Verschmelzung der beiden Augenanlagen bei den Polyphemiden im Laufe der phyletischen Entwickelung bereits eine so innige geworden ist, dass der weitere Aufbau des Auges nach einem vollständig neuen einheitlichen Plane vor sich geht.

Ueber den weiteren Verlauf der Entwickelung des Augenkörpers ist zu bemerken, dass die Zellen der das Ganglion wie eine halbkugelige Schale umhüllenden Epithelschicht sich bald radiär anordnen, durch fortgesetzte Teilung zahlreicher werden und gegen das Ganglion hin vordringen (Fig. 17).

Je dicker die Epithelschicht wird, desto weiter zieht sich die Zellmasse des Ganglions zurück, dabei immer scharf von jener abgegrenzt bleibend. Es lässt sich zuletzt deutlich die abgeschiedene Grenzmembran als heller, lichtbrechender Streifen erkennen. Die Differenzierung der Augenanlage beginnt am dorsalen Rande und schreitet gleichmässig nach vorne und unten zu vor. Wenn die oberen Facettenglieder bereits deutlich in die Erscheinung treten, setzt sich am ventralen Rande die Zellteilung noch fort. Hier ist auch die Trennung zwischen Ganglion und Augenanlage nicht so scharf. Die sich zuerst entwickelnden, später das Frontauge bildenden Facettenglieder sind im Anfang noch nicht von den benachbarten Gliedern des späteren Ventralauges zu unterscheiden (Fig. 10). Nur die verschiedenartige Divergenz derselben auf Längsschnitten deutet schon jetzt die künftige Anordnung an. Auch die Grössenverhältnisse sind vorläufig noch ganz andere als im ausgewachsenen Auge. Die nach vorne gerichteten Glieder sind am längsten, die hinteren dorsalen zeigen sich zwar kräftig in die Breite entwickelt, aber noch auffallend kurz. Die ventralen werden nach hinten zu immer kürzer und undeutlicher, sind aber schon sämtlich angelegt.

Von diesem Stadium an gehen die Wachstumserscheinungen bei *Polyphemus* und *Bythotrephes* auseinander.

Bei *Bythotrephes* verlängern sich die vorderen, frontalen Glieder des späteren Ventralauges hinfort nur noch wenig, die unteren wachsen dagegen lebhaft weiter in die Tiefe, was zur Folge hat, dass ihre Spitzen denen der ersteren näherücken (Fig. 11). Die Facettenglieder des späteren

Frontauges aber vereinigen sich zu gemeinsamem Wachstum. Ihre Spitzen drängen sich, zu feinen Fäden ausgezogen, an den Spitzen der benachbarten Glieder vorbei und zwängen sich, dicht zusammengedrängt, zwischen diesen und dem Ganglion hindurch. Dieses ist noch spitz kugelig vorgewölbt (Fig. 12), so dass die Endfäden der Facettenglieder an seiner Oberfläche einen scharfen Bogen beschreiben müssen. Nach und nach tritt das Ganglion weiter zurück und flacht sich schliesslich nach vorne zu ganz ab. Die Glieder des Frontauges strecken sich gleichzeitig und drängen das Ventralauge immer mehr vom Ganglion fort.

Dieses hat in seiner Ausbildung gleichen Schritt mit der Entwickelung des Augenkörpers gehalten (Fig. 10, 11).

Die Trennung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt findet gleichzeitig mit der Ablösung des Frontauges vom Ventralauge statt. Die Nervenbündel sind bereits in diesem Stadium sichtbar.

Bei *Polyphemus* nehmen die untersten dorsalen Facettenglieder nicht an dem Wachstum des Frontauges teil, sie verharren auf der in Fig. 10 dargestellten Entwickelungsstufe.

Auch die untersten ventralen Glieder entwickeln kein so starkes Spitzenwachstum wie bei *Bythotrephes*, sondern dehnen sich nur seitlich aus, ihre Spitzen werden durch die mächtig in die Tiefe wachsenden vorderen Glieder zur Seite gedrängt und schliesslich ganz dem Ganglion zugewendet (Fig. 16, 20). Die Facettenglieder des Frontauges werden auf diese Weise bei dem Eindringen zwischen Ganglion und Ventralauge von den benacharten Gliedern des letzteren unterstützt, dem gemeinsamen Drucke weicht das Ganglion schneller, und ihre Spitzen können fast in gerader Richtung fortwachsen. Dennoch wird durch die besondere Gruppierung der ventralen und dorsalen Glieder bei *Polyphemus* bewirkt, dass das Frontauge auch bei voller Entwickelung nicht ganz gerade Facettenglieder besitzt. Interessant ist, dass in der Jugend das Auge von *Polyphemus* (Fig. 15, 16) demjenigen von *Bythotrephes* viel mehr gleicht, als im Alter, was auf die beschriebene später stattfindende Umgestaltung des Ventralauges zurückzuführen ist. Bei den geschilderten Umbildungen erleidet auch die Grenzmembran zwischen Auge und Ganglion *(membrana fenestrata)* ihre Veränderungen.

Während sie zuerst halbkugelig sich zwischen Ganglion und Augenkörper ausspannt, erscheint sie später vielfach gefaltet und ausgebuchtet. Wir hatten nämlich gesehen, dass sich die Facettenglieder des Frontauges in Reihen anordnen, zwischen denen Nervenbündel übereinander geschichtet und senkrecht zur Achse desselben verlaufen. Alle diese Nervenbündel liegen nun hinter der Membran, alle Facettenglieder vor der Membran, gerade wie in andern Facettenaugen. Damit ist gesagt, dass dieselbe später um jede Reihe von Facettengliedern herum eine nach hinten zu vorspringende Falte bildet (Fig. 2). Diese Falten überdachen oben die einzelnen Schichten der Nervenbündel (Fig. 14) und laufen unten in eine trichterförmige Aussackung aus, in welcher die Spitzen der Facettenglieder je einer Reihe stecken. Die Spitze des Frontauges ist also von der unteren Hälfte des Ventralauges vollständig abgegrenzt. Die Enden der Aussackungen bilden ligamentöse Bänder, welche die Optikusscheide durchsetzen und sich einzeln an der äusseren Hülle des Auges etwas vor den ersten Antennen befestigen (Fig. 1, 30) (cf. *Phronima*, Claus 1879, pag. 67).

Ebenso werden auch bei *Polyphemus* die Retinulä der beiden dorsalen Reihen von Facettengliedern durch die Membran vom Frontauge mehr oder weniger abgesondert, woraus sich die hintere Konkavität des Pigmentkörpers erklärt (Fig. 20).

Ueber die Entstehung der Krystallkegel und Rhabdome konnte ich Genaueres nicht feststellen. Nur möchte ich auf die, auch von mir gemachte Beobachtung Chuns (1896, pag. 254) hinweisen, dass bei Embryonen von *Bythotrephes* die Kegelsegmente „wie Kelchblätter" auseinander weichen. Diese Erscheinung kann ich nur so erklären, dass die Krystallkörper nicht am inneren Rande der einzelnen Kegelzellen, sondern in deren Inneren abgeschieden werden, da keineswegs die Kegelzellen selbst derartig auseinander weichen, sondern dicht zusammenstossen.

Dies würde allerdings gegen die von Watase (1890) aufgestellte Theorie von den Cuticularbildungen sprechen.

Die Kerne der Kegelzellen liegen überdies auch bei jugendlichen Entwickelungsstadien nicht wie Chun angiebt oberhalb, sondern zur Seite der Kegelsegmente (Fig. 10—12).

Die Bildung des Pigmentes beginnt bei *Polyphemus* schon ziemlich frühe, immer schon im Brutraum, während ich bei Embryonen von *Bythotrephes* niemals, auch bei vollendeter Ausbildung des Auges, Pigment beobachtete. Die Farbe des Pigmentes ist bei den Embryonen von *Polyphemus* heller als bei erwachsenen Tieren, sie entspricht wohl der Beschreibung, welche Leydig (l. c. pag. 240) von ihr giebt, indem er von einem schönen Grasgrün spricht, dem ein wenig Braungelb beigemischt ist (Fig. 15, 16).

Bei den Gattungen *Podon* und *Evadne* wird die Entwickelung des Augenkörpers jedenfalls einen ähnlichen Verlauf nehmen. Sie gestaltet sich freilich einfacher, da im ganzen eine geringere Zahl von Facettengliedern zur Ausbildung kommt. Die Entwickelung des „Frontauges", das, wie man sieht, vorzüglich durch die quer seine Retina durchsetzenden Nervenbündel charakterisiert ist, kann aber nur auf die geschilderte Art vor sich gegangen sein, mögen sich auch noch so viele von den vorhandenen Facettengliedern an seiner Bildung beteiligt haben.

*Podon* erinnert in der Anordnung der Facettenglieder ja noch sehr an *Polyphemus:* abgesonderte dorsale Glieder und ein Ventralauge, dessen Glieder ihre Spitzen nach dem Ganglion hinwenden. *Evadne* besitzt eigentlich nur noch das Frontauge. Hier haben sich also mit Ausnahme der letzten ventralen Facettenglieder alle übrigen zusammengeschlossen und sind gemeinsam aus der radiären in die tangentiale Stellung übergegangen, indem ihre Spitzen nach und nach an der Oberfläche des Ganglions entlang wuchsen.

Die Trennung des Ganglions in einen dorsalen und ventralen Abschnitt kommt bei den zuletzt beschriebenen drei Gattungen nicht mehr zur Ausführung.

## B. Die Umhüllung des Auges.

Auf Seite 13 wurde bemerkt, dass der von der Cornea oder Sklera zusammengehaltene Augenkörper frei beweglich unter einer festen durchsichtigen äusseren Hülle liegt, welche, wie die übrige Körperhaut, periodisch eine Cuticula abwirft und neubildet.

Ueber die Struktur und Entstehung dieser Augenhülle, die sich bei allen Crustaceen mit rollenden Augen vorfindet, haben erst die Untersuchungen Grobbens (1879) näheren Anschluss gebracht. Da auf den ersten Blick kein Unterschied zwischen dieser Augenschale und der übrigen Körperhaut wahrzunehmen ist, bei den Polyphemiden sich sogar eine sichtliche Ueber-

einstimmung zwischen beiden geltend macht, so lag es nahe, die äussere Hülle als unmittelbare Fortsetzung der Körperhaut d. h. als die äusserste aus der Augenanlage hervorgegangene Zellschicht zu betrachten, von der sich der Augenkörper erst im Laufe der Entwickelung losgelöst hat.

Diese Auffassung haben alle bisherigen Beobachter geteilt, und in diesem Sinne sagt auch Chun (l. c. pag. 254) von *Bythotrephes*, dass „die mit ihren runden Kernen der Chitinlamelle dicht anliegende Hypodermis vollständig ausser Verband mit den Facettengliedern getreten ist."

Leydig, dessen Angaben über die Umhüllung des Daphnidenauges scheinbar von einer genaueren Kenntnis derselben zeugen und daher geradezu Verwirrung angerichtet haben, hat, wie Grobben richtig hervorhebt, diese Bildung noch keineswegs verstanden, sondern ist im Prinzip der obigen Ansicht. Seine Bemerkung (l. c. pag. 37), „dass das von einer durchsichtigen Hülle umgebene Auge der Daphniden nicht unmittelbar unter der gemeinsamen Haut oder Schale des Kopfes liegt, sondern dass es seine besondere Kapsel hat, von der es sich im Tode oder nach Einwirkung von Reagentien gerne zurückzieht, wobei sich alsdann zwischen der Oberfläche des Augenbulbus und der Innenseite der Kapsel einige bindegewebige unter sich verbundene Streifen ausspannen", ist nur dahin aufzufassen, dass die Cornea nach seiner Meinung einen komplizierten Bau hat, nicht aber die äussere Schale. Uebrigens hat Leydig die erwähnte Augenkapsel neben einer besonderen Cornea nur in zwei Fällen (*Sida crystallina*, *Daphnia longispina*) wirklich beobachtet. Auch später ist eine „Augenkapsel" im Sinne Leydigs nicht wieder gesehen worden. Claus (1862, pag. 242) bestreitet sogar lebhaft das Vorhandensein einer solchen. Nur Weismann sucht in seiner Abhandlung über *Leptodora* (1874, pag. 363) Leydigs Darstellung auf alle Fälle gerecht zu werden. Er beschreibt im Texte zwar auch nur eine „bindegewebige Kapsel, an welche sich die Augenmuskeln ansetzen und welche die Fortsetzung der Hülle des Sehganglions" ist (also der Cornea der Autoren entspricht), unterscheidet in der Abbildung (l. c. Taf. XXXIV, Fig. 9) aber ausser dieser „bindegewebigen Hülle" (Bh.) plötzlich noch eine Augenkapsel (Auk.), welche mit der Peripherie des Augenkörpers identisch ist.

Gerstaecker (l. c. 1876—79, pag. 911) zählt auf Grund der Angaben Leydigs gewissenhaft drei Hüllen auf, welche das Auge der Cladoceren, „stets" umgeben: „der glasartig durchsichtige Hautpanzer, eine zarthäutige Kapsel und eine glashelle Hülle."

Im grossen und ganzen war man aber dahin gekommen, die Beobachtung Leydigs als irrtümlich zu betrachten und unter seiner „Augenkapsel" einfach den Corneaüberzug des Auges zu verstehen, der sich ja auch nach Einwirkung von Reagentien vom Bulbus loslösen kann. Man unterschied also ganz richtig zwischen einer inneren Hülle und einer äusseren Hülle, der Cornea oder Sklera und der Kopfschale.

Durch Grobben (l. c. pag. 51—56) wurde nun aber nachgewiesen, dass die äussere Hülle nicht, wie bisher stets angenommen war, aus einer Zellschicht, sondern aus zweien besteht, und dass diese Zweiteiligkeit derselben, welche sich aus der Art ihrer Entstehung unmittelbar ergiebt, unter besonderen Umständen auch später in die Erscheinung treten kann, dass sich also, wie es Leydig in zwei Fällen gelungen ist, im günstigsten Falle thatsächlich drei Membranen um das Auge, freilich in anderer Anordnung als Leydig es angiebt, beobachten lassen.

Für gewöhnlich ist dies nicht der Fall, das bestätigt auch Grobben (l. c. pag. 51); selbst eine Untersuchung auf Schnitten giebt, wenigstens soweit die Polyphemiden in betracht kommen, auf den ersten Blick keine Veranlassung, an der Einfachheit der Kopfschale zu zweifeln.

Man nimmt nur eine deutliche Zellschicht, die Hypodermis, wahr, ausserhalb derselben die Chitinlamelle, welche den ganzen Körper überzieht, und an der Innenseite eine zarte Membran, die als „Basalmembran“ sehr gut gedeutet werden kann. Ich verhielt mich daher auch, wie ich gestehen muss, zunächst ziemlich skeptisch gegenüber den Ausführungen Grobbens, bis ich an Embryonen von Polyphemiden dieselbe Entstehungsart der Kopfschale wie bei Moina nachweisen konnte (Fig. 17).

Einen untrüglichen Beweis für die Richtigkeit der Darstellung Grobbens lieferten mir aber noch nach Abschluss meiner Untersuchungen, die mir von Herrn Dr. Zacharias zuletzt übersandten Exemplare von *Leptodora*, an denen ich die im nachfolgenden geschilderten Verhältnisse in ausgezeichneter Weise zu erkennen vermochte (Fig. 24). Ich kann also auf Grund dieser beiden Beobachtungen, denen keine direkt entgegengesetzten gegenüberstehen, die Darstellung Grobbens, auf die ich nochmals hinweisen möchte, mit geringen Abänderungen auch auf die Polyphemiden übertragen.

Wie wir gesehen haben, bildet sich die Augenanlage aus dem Epithel des Kopfes; die äusserste Zelllage, welche aus ihr hervorgeht, ist die Cornea. Sie liegt zunächst, wie in jedem andern Auge, an der Oberfläche des Körpers (Fig. 17 c). Schon in einem ziemlich frühen Entwickelungsstadium beginnt aber eine Falte des Ektoderms am hinteren dorsalen Rande der Augenanlage sich hervor zu stülpen und überwächst nach und nach das ganze Auge (Fig. 17 cct.).

An der Ventralseite kommt ihr eine kürzere gleichartige Falte entgegen und vereinigt sich mit ihr. Dadurch ist die Cornea von der Aussenwelt abgeschlossen. Zwischen ihr und der neugebildeten Hülle bleibt ein „Vorraum,“ der erst im Tode einen grösseren Umfang anzunehmen pflegt.

Die beiden Wände der Ektodermfalten liefern die beiden Schichten der äusseren Hülle. Jede von ihnen besteht ihrer Entstehung nach aus einer Matrixschicht (Hypodermis) und einer Cuticula. Die beiden Matrices sind einander zugekehrt, die Cuticulä nach aussen bezw. nach dem Vorraum zu gelegen.

Die äussere Schicht (Fig. 24) bildet die unmittelbare Fortsetzung der Körperhaut und hat sich in ihrem Aussehen wenig verändert.

Sie sondert wie jene eine derbe Chitinlamelle ab, und deren Matrixzellen haben, wie am ganzen Körper, eine regelmässige sechseckige Gestalt. Nur die Kerne sind etwas reduziert und gegen Tinktionsmittel ziemlich unempfindlich geworden. Die innere Schicht steht in direktem Zusammenhange mit der Cornea (vergl. pag. 13) und bildet mit dieser die Umgrenzung des Vorraumes. Sie hat mit der Verlegung ins Innere des Körpers auch ihre organische Beschaffenheit geändert. Sie lässt eine zusammenhängende Matrixschicht nicht mehr erkennen, die Kerne der auseinandergerückten Zellen sind verschwindend klein geworden und die der Cuticula entsprechende Membran ist von ausserordentlich zarter Beschaffenheit.

Da unter normalen Verhältnissen diese beiden Schichten dicht aneinanderliegen, so „scheint sich nur eine einzige Membran über das Auge zu ziehen (Grobben l. c.). Erst unter dem Einfluss gewisser Reagentien (Grobben erwähnt verdünnte Essigsäure) trennen sich die beiden Schichten von einander und zwischen ihnen werden die „sich überall bei den Arthropoden zwischen den Wänden der Körperhaut und deren Derivaten bildenden, als Connectivfasern bezeichneten Stützfäden“ sichtbar.

Diese letzteren stellen sich bei *Leptodora* als spitze pfriemenförmige Fortsätze der kleinen

kegelförmigen Zellen der inneren Schicht dar, welche nach ihrer Ablösung ganz wie mit einem Stachelkleide überzogen erscheint (Fig. 24). Der Anblick ist bei der Betrachtung in toto ein ganz überraschender, man hat den Eindruck, als ob alle diese kleinen, der äusseren Schicht zugewendeten Zapfen die Funktion von Pufiern zwischen den beiden Lamellen zu erfüllen hätten.

In einem Punkte kann ich die Anschauungen Grobbens allerdings nicht teilen.

Grobben hat den Vorraum des Auges bei Moina mit einer Menge von Häutchen erfüllt gefunden, die parallel mit der Wölbung desselben liegen. Er konstatiert sogar über der Cornea, mehr gegen vorne, einen förmlichen Wulst von zusammengerollten Häutchen (l. c. pag. 52) und erblickt in denselben, die mit jeder Häutung der Moina auch von diesem Teile der Matrix abgestossenen Cuticulä, welche jedoch bei der Abgeschlossenheit des Augenvorraumes im Innern desselben liegen bleiben.

Abgesehen davon, dass ich bei den Polyphemiden den Vorraum des Auges stets leer gefunden habe, meine ich, dass die innere Schicht nicht mehr in der angedeuteten Weise funktionieren kann, da sie nicht mehr an der Körperoberfläche liegt und bereits andere Strukturverhältnisse aufweist. In derselben Weise müsste dann auch noch die Cornea bei der Häutung beteiligt sein, die ursprünglich ja auch die Bedeutung einer Cuticula besass. Zudem wäre auch eine derartige Einrichtung aus physiologischen Gründen ganz unverständlich, da, wie Grobben selbst zugiebt, „durch diese mit dem Alter sich immer mehr anhäufenden Cuticulä das Sehen gewiss nicht verbessert wird", ja man muss in einer derartigen Anhäufung chitinisierter Membranen, deren beträchtlicher Härtegrad sich bei aller Zartheit beim Schneiden nur zu sehr bemerklich macht, geradezu eine Gefahr für das in beständig zitternder Bewegung befindliche Auge erblicken. Sonst ist man gewohnt, überall im tierischen Organismus Vorkehrungen anzutreffen, welche die Reibung bei Bewegungsvorgängen auf das niedrigste Mass herabsetzen.

# Innervation des Auges.

In seiner Arbeit über den Organismus der Phronimiden (1879, pag. 69) wirft Claus noch die Frage auf: „Wie haben wir uns nun die Endigungsweise der Retinafasern in Bezug zu den Sehstäben zu denken, deren Substanz auch von Grenacher als das Medium betrachtet wird, in welchem sich die Lichtbewegung in Nervenerregung umsetzt? Sind die fünf Zellen des Sehstabkörpers die empfindenden Elemente, auf welche das Stäbchen die Lichtbewegung überträgt, und steht in diesem Falle die Basis jeder Zelle mit je einer Nervenfibrille in Verbindung, oder liegt das Nervenende in der Achse des Rhabdoms, beziehungsweise an dessen Basis, also genau in der Verlängerung der Krystallkegelachse, durch welche der senkrecht auffallende Lichtstrahl zur Retina gelangt?“

Claus neigt der letzteren Ansicht zu, weil nach seinen Beobachtungen das Rhabdom bei den Hyperiiden kein solider Stab, sondern eine fünfseitige Röhre ist, und — weil er für die von Grenacher (1877 und 1879) vertretene erste Ansicht noch den notwendigen histologischen Beweis vermisst. Er sagt (pag. 70): „Gern gestehe ich zu, dass im Hinblick auf die durch Grenacher morphologisch so schön durchgeführte Ableitung die Möglichkeit von dem Vorhandensein eines in der Rhabdomachse gelegenen Nervenendes in den Hintergrund tritt, halte jedoch zu ihrer vollen Beseitigung den directen Nachweis von dem Eintritt der Fibrillen der Nervenbündelschicht in die Retinulazellen für unumgänglich.“ Dieser Nachweis ist nun durch die neueren Beobachtungen allmählich zur Genüge erbracht worden.

Exner bemerkt, dass man den Uebertritt der Nervenfasern in die Retinulazellen bei vielen Tieren sehr deutlich sieht (1891, pag. 96), und Parker (1891, pag. 116) zählt 18 Crustaceengattungen auf, bei denen der Uebergang der Fasern in die Retinulazellen festgestellt ist.

Auch Chuns Befunde am Schizopodenauge entsprechen durchaus der Ansicht Grenachers, dass die Nervenfasern nicht in die Rhabdome, sondern im Umkreise derselben in die Retinulazellen eintreten (1896, pag. 225).

Meine Untersuchungen führten nach längeren Bemühungen nicht nur zu demselben Resultate, sondern zeitigten sogar noch eine Beobachtung, die, soweit mir bekannt, bisher an keinem andern Facettenauge gemacht ist und welche auch die letzten Zweifel über die Art der Nervenendigung zu beseitigen imstande ist.

Beim Polyphemidenauge (abgesehen von *Leptodora*) durchsetzen, wie wir gesehen haben, die Nervenfasern in deutlichen Zügen fast den ganzen pigmentierten Teil des Auges, und zwar in senkrechter Richtung zu den Rhabdomen des Frontauges. Sie fallen dem Beschauer sofort ins Auge, weil die Pigmentkörnchen wie eine Hülle um sie besonders dicht gehäuft sind. So

markant aber dieses Pigment anfangs den Verlauf der durch die *Membrana fenestrata* eintretenden Hauptfaserstämme in der etwas lichteren Umgebung hervortreten lässt, in ebenso geheimnisvolles Dunkel hüllt es zuletzt ihre feineren Verzweigungen. Man sieht die Nervenbündel wohl in den Bereich der Retina übergehen, weiss aber nicht, wohin sie sich eigentlich wenden, wo und wie sie enden.

Diese wenig erfreuliche Entdeckung machte ich sogleich am Anfange meiner Untersuchungen an dem Auge des *Bythotrephes* und empfand sie bald um so unangenehmer, als ich bei meiner Umschau in der Litteratur auf die Arbeit von Samassa (1891) stiess, dessen Angaben über die Zugehörigkeit der aus den beiden Teilen des Ganglions austretenden Nervenbündel zum Front- oder Ventralauge in direktem Widerspruch zu der von Chun geäusserten Ansicht stehen.

Der letztere bemerkt nämlich in seiner Beschreibung des Auges von *Bythotrephes* (1896, pag. 254): „Was endlich die ganglionären Elemente anbelangt, so sei bemerkt, dass das *Ganglion opticum* in eine dorsale und in eine ventrale Partie zerfällt. Von ersterer gehen breite Faserbündel zum Frontauge ab, welche zwischen den Retinulen in zur Längsachse des Auges senkrechter Richtung verstreichen. Von der unteren Hälfte des Ganglions entspringen schwächere Faserbündel, die in das Frontauge eintreten, ausserdem aber noch ein vom Unterrand des Ganglions ausgehender Strang, welcher die kegelförmige Spitze des Frontauges umkreist und dann ins Ventralauge einstrahlt. Es scheint indessen, als ob auch Faserstränge, welche quer das Frontauge durchsetzen, bis in das Ventralauge gelangen."

Hiernach wird also, wie man es auch a priori annehmen sollte, das Ventralauge ausschliesslich von der unteren, ventralen Partie des Ganglions versorgt, dem Frontauge aber gehören alle von der dorsalen Hälfte des Ganglions herkommenden Nervenbündel zu, — vielleicht auch noch ein Teil der unteren.

Demgegenüber war Samassa auf Grund seiner jedenfalls eingehenderen Untersuchungen zu folgendem Ergebnis gelangt, das ich mit Rücksicht auf die von mir im folgenden angewendete Beweisführung ebenfalls im Wortlaut wiedergeben möchte:

„Zu den Augen des keilförmigen Abschnittes (Frontauge) treten nun die Nervenfasern aus dem vorderen Theil der ventralen Hälfte des Sehganglions (Fig. 36, 38 v. O.). Der Nerv für den kugelförmigen Abschnitt (Ventralauge) hingegen entspringt aus der ganzen dorsalen Hälfte desselben (Fig. 36, 38 h. O.). Derselbe tritt zwischen den Pigmentbechern der kreisförmigen Schicht hindurch, um an die Retinulae des kugelförmigen Abschnittes zu gelangen.

Dieses Verhältniss, das zwar auch aus dem Sagittalschnitt der Fig. 36 ersichtlich ist, wird besonders klar aus dem Frontalschnitte, den Fig. 37 darstellt: wir sehen die Pigmentbecher der kugelförmigen Schicht, welche die kegelförmige allseitig umgiebt, in der Längsrichtung durchschnitten, während diejenigen der keilförmigen quer getroffen sind. Zwischen diese hindurch treten Bündel von Nervenfasern, welche sich baumförmig verzweigen, so dass an jedes Rhabdom eine Primitivfaser tritt." (Samassa 1891, pag. 119.)

Jede dieser beiden Erklärungen bietet, wie man sieht, besondere Schwierigkeiten für das Verständnis dar.

Geht man von der Erfahrungsthatsache aus, dass die Nervenfasern immer an der Spitze des Facettengliedes in dieses übergehen, so wird man bei der Erklärung Chuns, wie ein Blick auf Fig. 1 zeigt, unwillkürlich vor die Frage gestellt, auf welchem Wege nun die aus dem dorsalen Teile des Ganglions austretenden Nervenfasern nach der Spitze des kegelförmigen Frontauges hin gelangen. Da sie augenscheinlich das ganze Frontauge quer durchsetzen, wenigstens von einem

Umbiegen nach unten im Innern desselben nichts zu sehen ist, so bleibt nur übrig, dass sie an der vom Ventralauge begrenzten vorderen Mantelfläche des Frontauges ihre ursprüngliche Richtung aufgeben und an ihr entlang, vielleicht in feine Fibrillen aufgelöst, nach der Spitze abwärts verstreichen. Hier würde es natürlich zu einer Kreuzung mit den aus der ventralen Hälfte des Ganglions entspringenden Fasern kommen.

Ob nun Samassa ebenfalls diese Möglichkeit erwogen hat und bei genauer Untersuchung, wie es auch mir erging, den Gedanken an sie hat aufgeben müssen, oder ob er direkt zu seiner andern Erklärungsweise gelangt ist, lasse ich dahin gestellt sein. Ich vermute jedoch eher das letztere, da man aus seinen Worten und seiner Abbildung (l. c. Tafel VI, Fig. 36) schliessen kann, dass er infolge der ungünstigen Beschaffenheit seiner Schnitte nur aus dem untersten Teile des ventralen Ganglions Nervenfasern hat austreten sehen und dadurch bewogen wurde, diese weniger zahlreichen Bündel als dem einfacheren Frontauge zugehörig zu deuten.

Man darf auch nicht vergessen, dass nach dieser Auffassung die Nervenfasern, wie in andern Facettenaugen, direkt auf dem kürzesten Wege vom Ganglion nach den Spitzen der entsprechenden Retinulä gelangen, was sehr für dieselbe einnimmt.

Eine Kreuzung der Nerven liegt jedoch auch nach dieser Erklärung immer noch vor. Darauf weist auch Samassa selbst mit folgenden Worten hin (l. c. pag. 121): „Denken wir uns nämlich, dass die langen Einzelaugen des keilförmigen Abschnittes auf die normale Grösse reducirt, hierbei aber nach wie vor vom vorderen Theile des Sehganglions innervirt würden, so würden diese Fasern mit den Fasern des hinteren Opticus ein Chiasma bilden, ähnlich demjenigen der höheren Arthropoden. Ja es müsste dieses Chiasma auch in der Entwickelung von *Bythotrephes* in jenem Stadium auftreten, wo alle Einzelaugen noch gleichmässig entwickelt sind. In demselben liegt jedoch das Sehganglion dem Auge so dicht an, dass es mir nicht gelang, zu entscheiden, ob Fasern schon vorhanden sind oder nicht."

Man sieht, Samassa hat sich ziemlich gründlich mit der Sache beschäftigt und vor allem auch die Entwickelung des Auges berücksichtigt. Diese aber spricht, wie ich meine, am meisten gegen seine Erklärung, insofern das Frontauge, aus dem dorsalen Teile der Augenanlage hervorgegangen, ursprünglich auch mit dem dorsalen Teile des Ganglions in Verbindung stand, das Ventralauge aber mit der ventralen Partie.

Samassa sucht um diese Klippe mit folgenden bedenklichen Reflexionen herumzukommen: „Es ist höchst wahrscheinlich, dass bloss die aus dem dorsalen Abschnitte des Ganglions entspringenden Fasern dem Opticus von *Sida* und *Daphnia* homolog sind, der ja auch in dieser Region seinen Ursprung nimmt. Die aus dem vorderen Theile entspringenden Fasern müssen wir als etwas Neues betrachten, das durch den eigenthümlichen Bau des Auges bedingt ist. Denn dass diese Verhältnisse etwa dadurch entstanden sein könnten, dass die im Embryo paarig angelegten Augen im Laufe der Entwickelung eine Drehung erfahren hätten, so dass schliesslich das eine Auge nach vorne, das andere nach rückwärts gelangt wäre und der vordere und hintere Sehnerv somit den beiden symmetrischen Sehnerven in der ersten Embryonalanlage entsprächen, lässt sich desshalb nicht annehmen, weil wir in der Entwickelung eine Andeutung einer derartigen Drehung nicht finden und die beiden Sehcommissuren, welche dieselbe doch mitgemacht haben müssten, ihre normale symmetrische Stellung ganz ebenso wie bei *Sida* bewahrt haben."

Nach dem, was über die Entstehung des Auges bereits gesagt ist, kann allerdings von einer Drehung desselben während der ontogenetischen Entwickelung keine Rede sein. Ebenso-

wenig rechtfertigt sich aber auch die Vorstellung, dass die aus dem unteren Ganglion entspringenden Nervenfasern etwas Neues sind.

Nach allen Beobachtungen, die ich an Embryonen machte, bin ich der Meinung, dass die Teilung des ursprünglich einheitlichen Ganglions Hand in Hand geht mit der allmählichen Trennung des Frontauges vom Ventralauge.

Ich konnte feststellen, dass die Verbindung der Retinulazellen mit den Ganglionzellen durch die Nervenfasern thatsächlich schon in dem Stadium zu stande kommt, wo noch alle Facettenglieder eine zur Oberfläche des Ganglions senkrechte Stellung haben, und dass, wie es allgemein der Fall ist, jedes Facettenglied an die zunächst gelegenen Ganglienzellen angegliedert wird. Der obere Teil des dem Auge zuerst dicht anliegenden Ganglions innerviert demnach also auch die oberen, später das Frontauge bildenden Facettenglieder, und die unteren Glieder treten mit dem unteren Rande des Ganglions in Zusammenhang.

Wie sich dann das Frontauge in allen seinen Teilen kräftiger entwickelt, als die unteren, später das Ventralauge bildenden Facettenglieder und zu einem von dem letzteren völlig unabhängigen Organ auswächst, so werden mit der Zeit auch die ihm zugehörenden Nervenfasern stärker, rücken mehr auseinander und verleihen dadurch dem Teile des Ganglions, welchem sie angehören, eine ganz andere Struktur. Sie sondern sich mehr und mehr von den übrigen weniger schnell wachsenden Fasern ab und bewirken ganz mechanisch eine Spaltung der ursprünglich einheitlichen Ganglienmasse (Fig. 10, 11), welche genau derjenigen des Augenkörpers entspricht.

Auf diesen Ursprung der beiden Ganglionhälften weist auch im Alter noch ihre verschiedene Struktur hin.

Betrachtet man einen Querschnitt durch das Ganglion (Fig. 9), wie ihn auch Samassa (l. c. Fig. 35) abbildet, so sieht man, dass den oberen Teil desselben nur wenige starke, in beträchtlicher Entfernung von einander bleibende Stränge durchsetzen, während in dem unteren Teil sehr zahlreiche, zarte Nervenbündel dicht zusammengedrängt sind. Eine ungefähre Schätzung der Zahl der Nervenbündel in den beiden Ganglien liefert ein Verhältnis, wie es ungefähr zwischen der Anzahl der Facettenglieder in den beiden Teilaugen besteht.

Eine Auszählung der im oberen Ganglion sichtbaren Bündel ergiebt aber genau die Zahl der Facettenglieder des Frontauges.

Beachtet man noch die Anordnung derselben auf dem Querschnitte, so wird man unwillkürlich an das Bild des Rhabdomfeldes in Fig. 2 erinnert; ganz ähnliche Kurvensysteme, wie dort, treten auch hier in die Erscheinung. Man muss allerdings dabei berücksichtigen, dass, dem Entwickelungsgange gemäss, der untere flache Rand des oberen Ganglions dem vorderen gewölbten Rande des Rhabdomfeldes entspricht.

Es liegt meiner Meinung nach hierin ein direkter Beweis für die Ansicht Chuns, da es ja als feststehend wohl gelten kann, dass die Gesamtzahl der aus dem *Ganglion opticum* austretenden Nervenbündel mit der Zahl der Facettenglieder übereinstimmt (cf. Claus 1877, pag. 372 und Parker 1895, pag. 50—52).

Offen blieb nun aber noch die Frage nach der Endigung der Fasern. Ueber diese kann ich lange nicht hinaus.

Dass die aus dem unteren Teile des ventralen Ganglions austretenden Bündel nicht, wie Samassa es will, in das Frontauge eintreten, sondern, wie Chun es angiebt, die Spitze desselben umkreisen und nach dem Ventralauge hin verlaufen, konnte ich deutlich sehen.

Vergeblich bemühte ich mich jedoch, den Eintritt der aus dem oberen Ganglion entspringenden Fasern in die Spitze des Frontauges nachzuweisen. Ich konnte sie höchstens bis zum Ventralauge hin verfolgen. Von einem Umbiegen der Nervenbündel nach unten hin, war, wie schon erwähnt wurde, nicht die geringste Spur zu entdecken. Im Gegenteil hatte es vielfach den Anschein, als ob dieselben nach dem oberen Rande der Retina des Frontauges hinstrahlten.

Genau denselben Anblick gewährten zudem auch die Schnitte durch die Augen von *Polyphemus*, *Evadne* und *Podon*. Ueberall zeigte sich eher eine Divergenz der Nervenfasern nach aussen, als die gewünschte Konvergenz nach der Spitze des Augenkegels. Welche Erklärung sollte nun aber für diese Erscheinung beigebracht werden? Ich muss gestehen, dass ich bereits die längst abgethane, von Gottsche, Leydig und Patten aufgestellte Theorie, dass die Nerven in den Krystallkegeln endigen, von neuem in Erwägung zog und auch an die Möglichkeit dachte, dass die Nervenfasern, indem sie sich zwischen den Rhabdomen über die ganze Retina verbreiten, eine zusammenhängende lichtempfindliche Schicht hinter dem dioptrischen Apparate bilden.

Es zeigte sich hier wieder deutlich, wie sehr eine vorgefasste Meinung das Urteil beeinflusst und den Blick für die wahren Verhältnisse trübt.

Durch einige gelungene Schnitte durch das Auge von *Polyphemus* wurde mir endlich mit einem Schlage der ganze Sachverhalt klar. In der Regel sind nämlich die einzelnen Nervenbündel nicht in ihrem ganzen Verlauf auf einem Schnitte sichtbar, daher hatte ich auch im Auge von *Polyphemus*, das ja wegen seiner derben Beschaffenheit und lichteren Pigmentierung alle Verhältnisse viel klarer erkennen lässt, bisher nicht den Eintritt der Fasern in die Retinulazellen direkt beobachten können.

Auf den erwähnten Schnitten (Fig. 20) aber lag der Zusammenhang zwischen beiden Gebilden so klar zu Tage, dass ein Zweifel nicht weiter obwalten konnte:

Alle Nervenbündel strahlen radiär vom Ganglion aus, treten durch die *Membrana fenestrata* ins Auge und verlaufen unter sich parallel auf dem nächsten Wege nach den ihnen zugehörenden Retinulen. Treffen sie auf diesem Wege auf die Spitze des entsprechenden Facettengliedes, so treten sie auch in das proximale Ende der Retinulazellen ein, wie es bei den kurzen Facettengliedern der Fall ist. Stossen sie aber auf das distale Ende der Retinulazellen, was bei den verlängerten Facettengliedern eintritt, deren Spitzen ins Innere des Auges hineingewachsen sind, so münden sie eben dort in dieselben ein. Und zwar findet der Uebergang in der Weise statt, dass aus jeder Retinulazelle unterhalb des keulenförmig angeschwollenen Endes ein sich zuspitzender Zipfel in gefälligem Bogen den seitlich herantretenden Nervenfasern entgegenstrebt (Fig. 13, 20).

Dieser Uebergang lässt sich unter günstigen Bedingungen bei *Polyphemus* auf das genaueste feststellen, da die Zellgrenzen sich hier deutlich abheben. Aber auch bei *Bythotrephes*, *Evadne* und *Podon* bleibt er nicht verborgen, sobald man ihn erst an der richtigen Stelle sucht.

Ich hob bereits hervor, dass es auf Längsschnitten dieser Augen den Eindruck macht, als ob die oberen Nervenfasern im Frontauge nach oben, also nach dem distalen Ende der Retinulazellen, umbiegen. Bei genauerem Hinsehen entdeckt man auch hier, dass es sich dabei um weiter nichts als jene seitlichen Fortsätze der Retinulazellen handelt, die sich mit den senkrecht zu ihnen verstreichenden Nervenfasern vereinigen.

Man kann ferner nachweisen, dass die vom oberen Ganglion abgehenden Bündel um so tiefer in das Frontauge eindringen, je weiter sie vom dorsalen Rande entfernt sind. Dies erklärt sich daraus, dass dieselben zu den vorderen Facettengliedern des Frontauges verlaufen, während die oberen Nervenbündel in die hinteren Facettenglieder desselben eintreten und also schon früher als die ersteren endigen. Dies Verhalten zeigen nicht nur die Längsschnitte, sondern ebensogut auch Horizontalschnitte, welche senkrecht zur Achse des Frontauges liegen. Sieht man eine Serie solcher Schnitte in der Reihenfolge von oben nach unten durch (Fig. 8 a—e), so gewahrt man zunächst die grossen fünfblättrigen Rosetten der Retinulä, welche hier und da in den Blättern die Kerne erkennen lassen. Sie werden noch nicht durch Nervenbündel getrennt. Geht man zu den folgenden Schnitten über, so werden zuerst die hinteren, dem Ganglion zunächst liegenden Rosetten unregelmässig. Nach und nach verlieren ihre Blätter die Eiform und erscheinen merkwürdig verzerrt, verlängert und in Spitzen ausgezogen. Diese Spitzen sind hell und nicht pigmentiert (Querschnitte der Nervenfasern).

Unterhalb dieser Region treten zuerst die Nervenbündel auf und zwar ebenfalls wieder am hinteren Rande. Zwischen den vorderen regelmässigen Rosetten fehlen sie noch gänzlich. Immer aber sind sie an ihrem Ende verzweigt. Je weiter man dann in die tieferen Regionen gelangt, desto weiter nach vorne schreiten auf den Schnitten auch die Rosetten mit den unregelmässigen Blättern und die sich in ihrer Umgebung baumförmig verästelnden Enden der Nervenbündel vor. Nach hinten zu aber werden die Rosetten wieder regelmässig, da man über die Stelle hinausgelangt ist, wo die Nervenfasern in sie eintreten; die nun noch zwischen ihnen sichtbaren Stränge gehören bereits weiter nach vorne gelegenen Retinulen zu, sie laufen zwischen ihnen frei hindurch, bis sie an diese gelangt sind. Schliesslich hört die Verästelung der Nervenbündel ganz auf, die Rosetten nehmen mehr und mehr die Kreisform an und liegen regelmässig, in Reihen angeordnet zwischen denselben. Man ist in die Region der aus dem ventralen Abschnitt des Ganglions entspringenden Nervenbündel gelangt, welche das ganze Frontauge durchdringen und sich erst an seinem vorderen Rande in Fibrillen auflösen. Diese treten dann in der gewohnten Weise in die ihnen zugewendeten proximalen Enden der Retinulazellen ein (Fig. 2) (cf. pag. 44).

Es ist interessant, dass gerade die von Samassa gegebene Abbildung eines „Frontalschnittes" (l. c. Tafel VI, Fig. 37) besonders schön den ganzen Vorgang illustriert. Dieser Schnitt ist, worauf ich schon hinweisen musste, unter spitzem Winkel zur Medianebene geführt; er trifft infolgedessen Nervenbündel verschiedener Regionen. Auf der rechten Seite durchschneidet er das Ventralauge, auf der linken Seite verläuft er vollständig im Frontauge. Die ersten 2—3 auf der rechten Seite dargestellten Nervenbündel gehören daher dem Ventralauge an, d. h. sie entspringen noch aus dem ventralen Abschnitt des Ganglions. Sie sind ganz richtig von Samassa unverzweigt dargestellt. Erst die weiter nach der linken Seite hin folgenden Nervenbündel, welche höheren Regionen angehören und schon aus dem dorsalen Ganglion entspringen, sind entsprechend der von ihm gegebenen Beschreibung (cf. pag. 41) „baumförmig verzweigt" gezeichnet.

Sie werden, je weiter nach links auf dem Schnitte gelegen, immer kürzer, nicht, wie es scheint, wegen der Rundung des Frontauges, sondern weil sie immer höheren Regionen angehören und daher ihre Enden immer näher der *Membrana fenestrata* fallen. Sie dringen nicht, wie Samassa glaubte, bis zum Ventralauge vor, von diesem ist auf dem von ihm abgebildeten Schnitte auf der linken Hälfte überhaupt nichts mehr zu sehen.

So neu und ungewöhnlich nun auch die im Voraufgehenden geschilderte Art der Innervation zunächst erscheinen mag, so muss man sich doch sagen, dass sie durchaus in dem ganzen Entwickelungsgange des Auges begründet ist. Vergegenwärtigen wir uns nämlich, dass auch bei den Polyphemiden zunächst die Augenanlage eine gleichmässig dicke, halbkugelige Ektodermschicht vorstellt, aus der sich in dorsoventraler Richtung nach und nach die Facettenglieder differenzieren, und dass anfangs dieselben alle gleiche Länge haben und radiär um das Ganglion angeordnet sind, so sehen wir, dass ursprünglich dieselben Verhältnisse obwalten, wie bei andern Facettenaugen, und dass infolgedessen die Innervation in genau derselben Weise eingeleitet werden kann, wie bei jenen.

Die bipolaren Ganglienzellen treten also auch hier mit den Spitzen der sich streckenden Retinulazellen in Verbindung, und bleiben dauernd mit denselben im Zusammenhange gerade wie in jedem andern Auge, nur hängt es im weiteren von der Richtung des Wachstums der Retinulä ab, wohin später diese ursprünglichen Spitzen in der Retina zu liegen kommen.

Geschieht das Wachstum nur nach aussen hin, vom Ganglion hinweg, wie es bei den meisten Facettenaugen der Fall ist, so wird die radiäre Anordnung der Facettenglieder nicht beeinträchtigt, und die Spitzen der Retinulä bleiben nach wie vor dem Ganglion zugewendet; die Gestalt des Auges bleibt die einer halbkugeligen Schale, welche dem Ganglion vorliegt.

Kommt zu diesem normalen Wachstum aber noch ein Spitzenwachstum nach innen hinzu, so wird, wenn alle Facettenglieder von demselben gleichzeitig betroffen werden, ein Kugelauge, wie bei den Daphniden und bei *Leptodora* entstehen. Die Spitzen der Facettenglieder nähern sich, indem sie nach einem gemeinsamen Mittelpunkte hinstreben, lassen aber um denselben noch so viel Raum für die Schar der Nervenbündel frei, dass dieselben auch in diesem Falle an die Spitzen der Retinulä gelangen können, ohne ihre centrifugale und parallele Richtung aufzugeben.

Wenn aber nur ein Teil der Facettenglieder dem Spitzenwachstum nach innen unterworfen ist, so dringen diese naturgemäss in den Raum zwischen Ganglion und den übrigen Facettengliedern ein, und infolge des Zurückweichens des Ganglions geht ihre ursprünglich radiäre Stellung in eine tangentiale zu demselben über. Die Nervenbündel können nun nicht mehr unbehindert zu ihren entsprechenden Retinulen hingelangen. Zwei Fälle sind dann betreffs ihres Verlaufes denkbar.

Entweder behalten die Insertionspunkte der Nervenfasern ihre Lage an der Spitze der Facettenglieder bei, oder nicht. Im ersteren Falle würde die ganze Schar der Nervenbündel ebenfalls aus der centrifugalen in die transversale Richtung übergehen müssen; auch die unteren zum Ventralauge hinstrebenden Bündel müssten den Bogen um die Spitze des Frontauges herum beschreiben, da sie von den oberen mit herabgedrückt würden, und die Folge wäre eine ausserordentliche Verlängerung aller Nervenbündel, namentlich der mittleren. Dazu würde der Zusammenhang zwischen Ganglion, Front- und Ventralauge durch die zwischen ihnen liegenden Scharen von Nervenbündeln sehr gelockert sein.

In dem andern Falle, der bei dem Polyphemidenauge vorliegt, fallen diese Nachteile sämtlich fort. Die Nervenbündel gelangen auf dem kürzesten Wege und in parallelem Verlauf zu ihren Retinulen, der Zusammenhang zwischen Ganglion, Front und Ventralauge ist in der denkbar besten Weise gesichert, und jedes zur Verfügung stehende Plätzchen ist höchst vorteilhaft ausgenutzt. Alles dies wird allein dadurch ermöglicht, dass die Insertionspunkte der oberen

Nervenfasern, d. h. die ursprünglichen Spitzen der Retinulazellen ihre Lage im Raume im allgemeinen beibehalten und die letzteren nur ihre bipolare Gestalt aufgeben. Die ursprünglichen proximalen Enden der Retinulazellen erscheinen hinfort als seitliche Zipfel an den in der Richtung des Rhabdomes weiter in die Tiefe gewachsenen Retinulen. Indem dieselben ferner schichtenweise sich zwischen den unterhalb gelegenen Nervenbündeln hindurchdrängen, wird deren Verlauf auf keine Weise gestört, und nur die untersten, zuletzt entstehenden Nervenbündel müssen, da der Zwischenraum zwischen jenen Schichten immer kleiner wird und schliesslich ganz wegfällt, seitlich ausweichen und ihren Weg um den Kegel des Frontauges herum nehmen.

Bei *Bythotrephes* können übrigens auch diese untersten Nervenbündel des Ventralauges nicht in die Spitzen ihrer zugehörigen Facettenglieder einstrahlen, da dasselbe dem Frontauge zu dicht anliegt. Sie treten gleichfalls seitlich in die Retinulä ein und man hat daher im unteren Teil des Ventralauges dieselbe Erscheinung wie im Frontauge: Die Nervenbündel durchsetzen hier wie dort quer zur Achse der Facettenglieder die pigmentierte Retina (Fig. 1). Ebenso treten auch in die langen Retinulä des Ventralauges von *Polyphemus* und *Podon* die Nervenfasern seitlich ein, da dieselben gleichfalls einem beträchtlichen Spitzenwachstum unterworfen sind.

Was den Verlauf der Nervenfibrillen innerhalb der Retinulazellen betrifft, so bin ich nicht in der Lage, darüber genaue und bestimmte Angaben zu machen. Das Polyphemidenauge ist für derartige Untersuchungen kein geeignetes Objekt.

Ich kann nur bemerken, dass ich auch im unteren Teile der Retinulä auf Querschnitten durch das Frontauge in der pigmentierten Hülle der Rhabdome helle, lichtbrechende Flecke konstatierte, welche ich als die Querschnitte der Achsenfäden der Fibrillen (Parker 1891, pag. 116) deutete. Demnach wäre auch hier das Rhabdom in seiner ganzen Ausdehnung von den Nervenfibrillen umhüllt, deren feinste Verzweigungen vielleicht, wie es Parker bei *Astacus* glaubt nachweisen zu können, seitlich in die Plättchen des Rhabdoms einstrahlen (Parker 1895, pag. 15—20, Fig. 60). Ueberhaupt scheint mir die auch von Johansen (1892, pag. 353) geteilte Auffassung Parkers von der Natur des Rhabdoms Beachtung zu verdienen, nach welcher dasselbe keine Cuticularbildung, keine „*Secretion*", sondern eine „*Differentiation*" („lebende Modification", Johansen) eines Teiles des Protoplasmas der Retinulazellen ist, ähnlich wie die Muskelsubstanz das Produkt einer Muskelzelle ist. (Parker 1895, pag. 20.

Es darf, wie ich glaube, wohl nicht verwundern, dass meine Beobachtungen am Polyphemidenauge noch kein Analogon gefunden haben, da bisher auch noch kein Facettenauge beschrieben ist, in welchem sich die Spitzen der Rhabdome wirklich in einem Punkte vereinigen. Auf diesen Umstand aber ist augenscheinlich die ganze Umbildung zurückzuführen, da sie auch im unteren Teile des Ventralauges von *Bythotrephes* in die Erscheinung tritt, dessen Facettenglieder zum Teil gleichfalls direkt nach einem Punkte konvergieren (Fig. 1). Das einzige Auge, welches nach meinem Wissen für einen Vergleich in betracht käme, ist das Scheitelauge von *Phronima*, welches wie das Frontauge der Polyphemiden einen spitz zulaufenden Kegel darstellt.

Nach der von Claus gegebenen Beschreibung jedoch (1879, pag. 67, Taf. VIII, Fig. 64) ist die Aehnlichkeit nur eine äusserliche. Die Rhabdome konvergieren keineswegs nach der Spitze des Kegels, wie man annehmen könnte, sondern verlaufen fast parallel zu einander nach der einen Seite der Manteltläche, auf welcher sich eine einfache Schicht bipolarer Ganglienzellen ausbreitet. Von dieser mit dem *Ganglion opticum* in Verbindung stehenden Schicht treten die Nervenfasern in der gewöhnlichen Weise an die einzelnen Retinulä. Es liegt also, soweit sich übersehen lässt,

ein ganz anderer Bauplan vor. Leider war es mir zur Zeit nicht möglich, auf eigene Anschauung hin den Vergleich genauer durchzuführen.

Ein Versuch, den ich mit einem mir von Herrn Professor Chun zur Verfügung gestellten Material machte, schlug fehl, da die Augen nicht mehr in der für diesen Zweck günstigen Verfassung waren.

Immerhin erscheint mir eine eingehendere Untersuchung der in vielen Beziehungen mit dem Auge der Polyphemiden verwandten Hyperiidenaugen, namentlich auch ihrer Entwickelung, für den weiteren Ausbau unserer Kenntnis des Facettenauges von hohem Werte.

## Physiologische und biologische Bedeutung des Polyphemidenauges.

„Bau und Leistung eines Organes verhalten sich wie die Glieder einer Gleichung, welche beide nur eine äquivalente Aenderung zulassen, wenn sie Gültigkeit behalten soll“ (Chun 1896, pag. 248). Dieser Erfahrungssatz, auf den vorliegenden Fall angewendet, besagt, dass mit der Umgestaltung des Daphnidenauges auch eine Aenderung seiner Funktionsweise verbunden ist, und dass sich also im Polyphemidenauge der Sehvorgang in wesentlich anderer Weise gestaltet, als im Daphnidenauge.

Es fragt sich nun, inwieweit es uns bei dem gegenwärtigen Stande der Physiologie des Facettenauges bereits möglich ist, alle die Umbildungen des Auges, welche uns hier in den verschiedensten Abstufungen vorliegen, nach ihrem physiologischen Werte zu erklären und zu verstehen, und ob wir überhaupt im Stande sind, allein aus den Strukturverhältnissen der einzelnen Augen auch eine Vorstellung von ihrer Leistungsfähigkeit zu gewinnen. Die Antwort auf diese Frage mag aus den folgenden Zeilen entnommen werden.

Aus allen Beobachtungen hat sich ergeben, dass die Krystallkegel im Facettenauge keine völlig gleichmässige Struktur besitzen, sondern sich aus zahlreichen, das Licht verschieden stark brechenden Schichten zusammensetzen. Das stärkste Lichtbrechungsvermögen besitzen die inneren, um die Achse des Kegels gelegenen Schichten, nach aussen zu nimmt dasselbe beständig ab; in der Regel lässt sich auch sofort deutlich an jedem Kegel ein innerer Kern von einem ihn umgebenden äusseren Mantel unterscheiden. Nach Exner (1891) wirken nun diese Krystallkegel infolge ihres komplizierten Baues als „Linsencylinder“, d. h. sie vereinigen alle parallel oder unter kleinem Winkel zu ihrer Achse auffallenden Lichtstrahlen in einer hinter ihnen in gewissem Abstande von ihren proximalen Enden gelegenen Ebene, sie eliminieren dagegen alle unter grösserem Winkel zu ihrer Achse auf ihre Basis treffenden Strahlen, indem sie dieselben, bevor sie die Spitze erreicht haben, nach der Oberfläche wieder ablenken. Sind nun, wie beim Daphnidenauge, die einzelnen Facettenglieder durch eine Pigmentscheide gänzlich von einander abgeschlossen, so werden nur Lichtstrahlen, welche von annähernd in der Richtung der Kegelachse gelegenen Lichtpunkten ausgehen, bis in das zugehörige Rhabdom gelangen und dort einen Lichtreiz hervorrufen. Alle von andern Lichtpunkten ausgehenden, d. h. schräg zur Achse des Kegels auf seine Basis treffenden Strahlen werden nach mehrfachen Brechungen und Reflexionen entweder

an dieser wieder ins Freie hinausbefördert, oder von dem Pigmentmantel absorbiert. Jede Retinula empfängt also einen möglichst einfachen Lichteindruck, und aus diesen Lichteindrücken setzt sich das Gesamtbild zusammen, welches die Retina von der Aussenwelt perzipiert. Wir können demgemäss von einem „aufrechten", mosaikartig zusammengesetzten Netzhautbilde im Facettenauge sprechen.

Je zahlreicher die Facettenglieder des Auges sind, desto mehr Lichtpunkte eines Gegenstandes werden natürlich in dem Netzhautbilde zur Darstellung kommen, um so vollständiger und umfassender ist dasselbe. Wo aber, wie bei den Daphniden, nur wenig zahlreiche, stark divergierende und weit von einander abstehende Facettenglieder das Auge zusammensetzen, kann auch nur ein höchst unvollständiges Bild von einem Gegenstande zur Perzeption gelangen. Nur durch die ausserordentliche Beweglichkeit des Augenkörpers ist der Daphnide noch die Möglichkeit gegeben, einen solchen in seiner ganzen Ausdehnung zu erfassen und zu übersehen, indem sie nämlich durch Hinundherbewegen des Auges mit den dem Gegenstande zugewendeten Facettengliedern die Oberfläche desselben gewissermassen abtastet.

Die Stärke des Lichteindruckes, welche die einzelne Retinula empfängt, und damit die Helligkeit des Netzhautbildes, ist abhängig von der Anzahl der Lichtstrahlen, welche dem Rhabdom von seinem Krystallkegel zugeführt werden. Sie wird um so grösser sein, je grösser der Durchmesser des Kegels an seiner Basis ist. Hieraus lässt sich aber ersehen, welche Abänderungen im Baue des Daphnidenauges eintreten mussten, wenn einerseits ein vollständigeres, an Details reichhaltiges Netzhautbild und andererseits eine Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes erzielt werden sollte. Es musste die Anzahl der gleichzeitig nach einer Richtung hinstrahlenden Facettenglieder vermehrt werden und ausserdem der Durchmesser der Krystallkegel grösser werden.

Damit ist aber unbedingt eine Vergrösserung des Auges und eine Aenderung in der Anordnung der Facettenglieder bedingt. Denn wenn beide unverändert bleiben sollten, so müsste bei einer Vermehrung der Facettenglieder deren Durchmesser reduziert werden und umgekehrt bei einer Vergrösserung desselben die Zahl der Facettenglieder verringert werden.

Die Vergrösserung des Auges kann auf zwei Arten, nämlich unter Veränderung oder mit Beibehaltung der ursprünglichen Gestalt vor sich gehen.

Bei den mit zwei seitlichen Augen ausgerüsteten Arthropoden, also in der Mehrzahl der Fälle, lassen sich eine Vermehrung der Facettenglieder, eine Herabminderung ihrer Divergenz und die Verbreiterung der Krystallkegel gleichzeitig ohne jede Schwierigkeit bis zu einem gewissen Grade durchführen. Der ungefähr eine halbe Kugelschale von grösserer oder geringerer Dicke vorstellende Augenkörper braucht sich nämlich nur abzuplatten und an seinen Rändern auszudehnen. Reicht jedoch der Platz nicht aus zu einer grösseren Entfaltung in die Breite, so verlängert sich ein Teil der Facettenglieder stärker als die übrigen, so dass die Kuppen ihrer Krystallkegel weiter von dem idealen Mittelpunkte des Augenkörpers entfernt zu liegen kommen, wo ihnen dann ein grösserer Raum zur Verfügung steht. Es entsteht ein buckelig vorragendes Frontauge, dessen Oberfläche in der Regel geringer gekrümmt ist, als die des anderen Augenabschnittes und dessen Facettenglieder bei grösserer Länge und Breite eine geringere Divergenz aufweisen, also allen Bedingungen entsprechen, denen sie genügen sollen. Schwieriger gestaltet sich die Umwandlung bei den unpaaren Kugelaugen unserer *Cladocera*.

Wegen der freien Beweglichkeit des Augenkörpers innerhalb einer festen Schale nus-

hier die kugelige Gestalt des ganzen Auges beibehalten werden. Jede andere Oberfläche würde eine Rotation des Augenkörpers um sein Centrum nicht zulassen oder wenigstens erschweren.

Bleibt es bei der radiären Anordnung der Facettenglieder, wie bei *Leptodora*, so muss die Zahl aller Facettenglieder vermehrt werden, und mit ihrer der Kegel wegen notwendigen Verlängerung nimmt das ganze Auge an Umfang zu. Da dasselbe aber wohl kaum breiter als der Körper des Tieres werden darf, so ist auf diesem Wege nicht viel in der angedeuteten Richtung zu erreichen. Die Divergenz der Facettenglieder bleibt immer noch eine beträchtliche. Darum ist denn auch bei den Polyphemiden zu dem anderen Auskunftsmittel geschritten, dass nur ein Teil der Glieder verlängert und in eine weniger divergente Stellung gebracht wird. Da aber hier die Verlängerung aus dem angegebenen Grunde nicht nach aussen stattfinden, das Frontauge sich nicht buckelförmig vorwölben darf, so bleibt den betreffenden Facettengliedern nichts weiter übrig, als mit ihren Spitzen in das Innere des Augenkörpers hineinzuwachsen.

Dieses Wachstum können sie natürlich nur bis zu dem gegenüberliegenden Augenrande fortsetzen, wo ihre Spitzen wieder in einem Punkte zusammenstossen. Aber die Divergenz wird auf diese Weise doch um die Hälfte herabgemindert, ohne dass die Breite der Kegel eine Einbusse erleidet. Zwei benachbarte Facettenglieder nämlich, die ursprünglich einen Centriwinkel mit einander bildeten, schliessen jetzt einen Peripheriewinkel über demselben Bogen ein, der bekanntlich nur halb so gross ist. Durch möglichste Erweiterung der Augenkugel wird dann auch der Durchmesser der Krystallkegel noch vergrössert und zugleich mehr Platz für die nicht verlängerten und etwas in die Enge geratenen Facettenglieder geschaffen. Diese gruppieren sich auf die bestmöglichste Art in dem ihnen freigelassenen Raume.

Den zuletzt beschriebenen Fall haben wir bei *Bythotrephes* und *Polyphemus* kennen gelernt. Bei *Bythotrephes* handelte es sich um eine noch einmal so grosse Zahl von Facettengliedern wie bei *Polyphemus*, daher mussten sich die nicht verlängerten Facettenglieder in so eigentümlicher Weise in dem ihnen gelassenen Raume zusammendrängen, während bei dem letzteren dieser Raum fast zu gross für die wenigen, kurzen ventralen Glieder war und diese sich daher ungehindert gleichfalls an der Ausdehnung in die Breite beteiligen konnten.

Bei *Podon* und *Evadne* verkümmerten dieselben mehr und mehr, da sie wohl keinen Wert mehr für ihren Besitzer hatten, der vor allem eines derartig gebildeten Frontauges, d. h. möglichst konvergenter Facettenglieder mit breiten Kegeln bedurfte.

Fassen wir das Wesentliche dieser Betrachtung zusammen, so ergiebt sich also, dass sowohl die Vermehrung der Facettenglieder (*Lept.*, *Byth.*), als auch die Bildung eines „Frontauges“ bei den Polyphemiden zunächst den Zweck hat, die Divergenz der Facettenglieder herabzusetzen, wodurch erreicht wird, dass eine grössere Anzahl von Kegeln gleichzeitig auf einen Gegenstand gerichtet werden kann und so ein vollständigeres Bild von diesem auf der Netzhaut entsteht; dass ferner die Vergrösserung des Auges hauptsächlich dazu dient, die Krystallkegel auf einen grösseren Durchmesser zu bringen, wodurch die Menge der jedem Rhabdom zugeführten Lichtstrahlen vergrössert und die Helligkeit des Nezhautbildes gesteigert wird;*) und dass schliesslich die den Polyphemiden eigentümliche Bildung eines kegelförmigen Frontauges innerhalb der

*) Auch die ganz auffällige Verlängerung der Rhabdome dient ohne Zweifel diesem Zwecke, denn, wie schon Exner hervorhebt (l. c. pag. 96), kann es für den Sehvorgang nicht gleichgültig sein, ob die eingefangenen Lichtstrahlen einen langen oder kurzen Sehstab, viele oder wenige Rhabdomplättchen durchdringen. Die Nervenerregung ist im ersteren Falle eine stärkere.

Augenkugel sich einfach daraus erklärt, dass ein Hervorwölben desselben nach aussen die ungehinderte Bewegung des ganzen Augenkörpers unter einer äusseren Schale in Frage stellen würde. —

Bis dahin war absichtlich nur von der grösseren Vollständigkeit des Netzhautbildes gesprochen, welche durch die Herabminderung der Divergenz der Facettenglieder erzielt wird. Sie ist noch nicht identisch mit der Schärfe desselben. Diese hängt von verschiedenen Faktoren ab.

Allerdings verbürgt eine grössere Anzahl von Facettengliedern auch eine grössere Schärfe des Netzhautbildes und damit auch, wie sich wohl annehmen lässt, eine grössere Sehschärfe des Auges. Es kommt aber noch sehr auf den Bau der Facettenglieder an, in welchem Masse dieselbe zur Ausbildung gelangt. Ueberhaupt ist zu berücksichtigen, dass im Facettenauge lange nicht ein so scharfes Netzhautbild, wie im Wirbeltierauge erzeugt werden kann. Gerade die Umstände, welche seine Schärfe hier begünstigen, drücken sie gleichzeitig wieder herab. Sind nämlich recht viele Kegelachsen einem Gegenstande zugewendet, so haben dieselben auch nur eine geringe Divergenz, und infolge dessen werden die von einem Lichtpunkte des Gegenstandes ausgehenden Strahlen ausser von dem auf ihn gerichteten noch von einer ganzen Anzahl von Kegeln aufgenommen (vgl. oben). Umgekehrt vereinigt jeder Kegel nicht nur die von der Projektion seiner Basis auf das Sehfeld herrührenden und seiner Achse parallelen Strahlen in sich, sondern leitet auch noch andere von den Projektionen seiner benachbarten Kegel ausgehende Lichtstrahlen. Dadurch entstehen aber Zerstreuungskreise, welche die Schärfe des Netzhautbildes herabsetzen. Diese Zerstreuungskreise werden um so kleiner und weniger störend sein, je kleiner die Durchmesser der Krystallkegel sind, je enger die Facettierung ist.

Wie wir aber sahen, liegt in unserem Falle gerade die Tendenz vor, den Durchmesser der Kegel zu vergrössern. Und schon daraus lässt sich ersehen, dass die Umbildungen des Daphnidenauges weit mehr auf die Helligkeitssteigerung, als auf Erhöhung der Schärfe des Netzhautbildes hinzielen. Noch mehr wird dies klar, wenn man das Fehlen des Pigmentes zwischen den Kegeln bei den Polyphemiden berücksichtigt. Dadurch werden nämlich die Zerstreuungskreise noch mehr vergrössert. Denn diejenigen seitlichen Strahlen, welche noch nicht unter einem so grossen Winkel zur Kegelachse auftielen, dass sie wieder an der Basis herausbefördert wurden, werden jetzt nicht mehr an den Wandungen der Kegel vom Pigment absorbiert, sondern nehmen ihren Weg weiter durch das Auge. Sie werden, wenn sie auch noch so mannigfache Brechungen und Reflexionen erleiden, von den benachbarten Kegeln doch nicht ganz eliminiert werden können, sondern teilweise in deren Stiele und von da in die zugehörigen Rhabdome gelangen. Namentlich in den Augen mit langgestielten Kegeln, in denen der unpigmentierte Raum zwischen den Endkegeln sehr gross ist, bietet sich die günstigste Gelegenheit für die Beteiligung dieser Strahlen an der Erzeugung des Netzhautbildes. Es erscheint mir hierbei gerade der Umstand wichtig, dass in den verlängerten Facettengliedern der als Linsencylinder wirkende Endkegel immer deutlich vom Stiel abgesetzt ist, insofern der letztere in seiner ganzen Ausdehnung ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen zeigt, als der Mantel des Kegels und dessen Spitze (vgl. dazu *Leptodora*). Hier an der Verbindungsstelle, die bei den kurzen Kegeln fast gar nicht markiert ist, könnten von benachbarten Kegeln seitlich austretende Strahlen sehr gut durch die Stiele noch eingefangen und zu den Rhabdomen geleitet werden. Die seitlich auf die Stiele treffenden Strahlen vermögen wohl kaum nach ihrem Eintritt weiter in denselben zu bleiben. Die Strahlen aber, welche einmal am Ende der Stiele in diese gelangt sind, werden von ihnen auch geschlossen zum Rhabdom hingeleitet, selbst wenn dieselben gekrümmt und noch so dünn

sein sollten, wovon sich Exner bei *Phronima* durch den Augenschein überzeugt hat. Es ist dieselbe auf totale Reflexion beruhende Leitung des Lichtes, welche bei der künstlichen Beleuchtung durch Mikroskopierlampen mittelst Anbringung gekrümmter Glasstäbe praktisch verwertet wird.

Wir sehen also, dass die Sehschärfe ohne Zweifel durch den Zusammenschluss einer Anzahl Glieder zu einem Frontauge, sowie durch Vermehrung der Facettenglieder wesentlich erhöht ist, dass sie aber durch den Pigmentmangel wieder herabgedrückt wird, da durch ihn die an und für sich im Facettenauge vorhandenen Zerstreuungskreise noch vergrössert werden.

Je kürzer die Krystallkegel aber sind, desto kleiner werden diese Zerstreuungskreise sein, und darum besitzt *Bythotrephes* in seinem Ventralauge, dessen zahlreiche, kurze Facettenglieder namentlich in der Horizontalen nur geringe Divergenz zeigen, jedenfalls noch eine bedeutende Sehschärfe. In der That ist das Netzhautbild in Facettenaugen mit grossen Zerstreuungskreisen und zahlreichen Gliedern schärfer, als man vermutet. Dies beweist die von Exner seinem Werke (1891) als Titelbild beigegebenen Mikrophotographie eines Netzhautbildes von *Lampyris*, welches ein echtes „Superpositionsbild“ ist.

Dass andererseits der Pigmentmangel auch seine guten Seiten haben muss, lässt sich schon aus seiner Existenz schliessen. Einmal nämlich ist mit ihm noch eine weitere Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes verbunden, da noch mehr Strahlen von den Kegeln und den Rhabdomen eingefangen werden als sonst, und zum andern erweisen sich die Zerstreuungskreise keineswegs als Schädigung, sondern bilden ein charakteristisches Attribut aller Facettenaugen. Sie dienen, wie Exner zuerst erkannte, zur Erleichterung der Wahrnehmung von Veränderungen an den Körpern, namentlich von Bewegungen.

Dieser Zusammenhang ist leicht einzusehen: Ein Lichtpunkt erregt nicht nur eine Retinula, sondern eine ganze Gruppe derselben, und zwar in verschiedenem Grade. Verändert der Lichtpunkt seinen Ort, vielleicht nur soweit, um aus der Achsenrichtung eines Kegels in die des benachbarten zu rücken, so ändert sich nicht nur der Erregungszustand der beiden zugehörigen Retinulä, sondern aller im Bereich des Zerstreuungskreises gelegenen Sehstäbe.

„Es leuchtet ein, dass diese Erregungsänderung in einer grossen Anzahl von Nervenendigungen in hohem Grade geeignet ist, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, d. h. ein Bemerken der stattgehabten Bewegung sowie ihrer Richtung zu veranlassen, ebenso, dass jede Veränderung, also das plötzliche Auftreten eines vorher unsichtbar gewesenen Objektes ähnlich starke Sinnesreizung hervorrufen muss.“ (Exner, l. c. pag. 186.)

Auch zum Schätzen der Entfernung bieten die Zerstreuungskreise, wie Chun hervorhebt (l. c. pag. 246), eine vortreffliche Handhabe, denn nahe Lichtpunkte erzeugen einen kleinen Zerstreuungskreis, entfernte einen grossen. Das ergiebt sich ohne weiteres aus der verschiedenen Neigung, unter welcher die von ihnen ausgehenden Strahlen auf die ihnen zugewendeten Krystallkegel treffen.

Alles in allem betrachtet, zeigt sich, dass die am meisten in die Augen fallenden Umbildungen des Daphnidenauges entschieden eine Vervollkommnung desselben, eine Steigerung seiner Leistungsfähigkeit bedeuten. Durch die Verlängerung der Facettenglieder, durch die Aenderung ihrer Anordnung und durch das Zurückweichen des Pigmentes ist das Netzhautbild der Polyphemiden ein vollständigeres und auch schärferes geworden, seine Helligkeit ist ausserordentlich erhöht und die Fähigkeit des Auges, Bewegungen wahrzunehmen und Entfernungen zu schätzen, hat

bedeutend zugenommen. Namentlich in der Ausbildung eines kegelförmigen Frontauges findet diese Vervollkommnung ihren sichtbaren Ausdruck. Dasselbe ist nach oben gerichtet, weil die oberhalb befindlichen Gegenstände mit ihren dem Lichte abgewendeten Flächen im Wasser nur ein lichtschwaches Bild liefern können, wogegen die unterhalb gelegenen Objekte das auf sie fallende Licht nach oben zurückstrahlen und daher viel besser sichtbar sind.

Dieses ganze aus der Theorie, und noch dazu aus einer recht neuen, wenig erprobten Theorie abgeleitete Urteil muss freilich, wenn es Anspruch auf Anerkennung haben will, auch mit den empirischen Thatsachen in vollsten Einklang gebracht werden können.

Warum, so dürfen wir fragen, haben diese Umbildungen gerade die Augen der Polyphemiden, nicht auch anderer Daphniden betroffen? Welchen Zweck hat die Vervollkommnung des Auges gerade bei diesen wenigen Gattungen gehabt? — Die Antwort lässt sich ohne Mühe aus der biologischen Eigenart dieser Tiere, soweit dieselbe schon bekannt ist, herleiten:

Die Polyphemiden stellen ohne Zweifel eine jüngere Cladocerenform dar, welche durch die Verhältnisse gezwungen, zur räuberischen Lebensweise überging. Diese Umwandlung geschah vielleicht in pflanzenarmen Gebirgsseen von beträchtlicher Tiefe. Die Folge war eine allmähliche Anpassung des ganzen Körperbaues an die neuen Existenzbedingungen. Ohne weiter auf die Einzelheiten desselben einzugehen, sei nur bemerkt, dass ebensowenig, wie sich die Extremitäten der Daphniden für einen räuberischen Nahrungserwerb eigneten, auch das Auge für einen solchen ausreichend war.

Die ersteren wurden daher in Greiffüsse zum Festhalten der Beute umgewandelt, die letzteren in Organe, welche ein leichtes Erspähen und Unterscheiden derselben ermöglichten.

Hierzu war die Erhöhung der Sehschärfe erst in zweiter Linie erforderlich. Auf tiefere Gewässer angewiesen, in denen sie auch die wenig belichteten Regionen nach Beute absuchen mussten, bedurften vielmehr die Polyphemiden hauptsächlich einer Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes, einer grösseren Lichtempfindlichkeit des Auges, um die ihnen dort entgegentretenden Gegenstände trotz der schwachen Belichtung noch wahrnehmen zu können. Da aber die für sie wichtigsten Objekte natürlich ihre Beutetiere und allenfalls auch ihre Feinde bildeten, d. h. fortwährend in Bewegung befindliche Gegenstände, so war auch zum andern eine Steigerung der Fähigkeit, Bewegungen, Veränderungen im Raume wahrzunehmen, unbedingtes Erfordernis für sie, um so mehr als jene beweglichen Objekte sich nur in schattenhaften Umrissen darstellten. In dem Masse nun, in welchem die ihnen aufgezwungenen Existenzbedingungen von den ursprünglichen abwichen, ging auch die Umbildung des Auges vor sich.

Die beiden marinen Formen, *Podon* und *Evadne*, wurden gezwungen, ihren Aufenthalt in die grössten Wassertiefen zu verlegen. Denn wenn wir auch von Claus und Lovén hören, dass *Evadne* in grossen Mengen an die Oberfläche des Meeres kommt, so ist doch zu beachten, dass dies nur bei spiegelglatter See geschieht, während sie „bei der geringsten Kräuselung der Oberfläche" sofort verschwindet und um so tiefer hinabsteigt, je bewegter die See wird. Da nun aber die Oberfläche des Meeres nur selten ganz spiegelglatt ist, so ist als ihr „ständiger" Aufenthalt allein die wenig belichtete Tiefe anzusehen. Da Aehnliches auch von *Podon* gelten mag, so erklärt sich zur Genüge die Verkümmerung des Ventralauges, zu Gunsten des Frontauges bei ihnen.

Das vollkommenste Auge besitzt, wie wir sahen, *Bythotrephes*, welcher bis jetzt nur in tiefen Gebirgsseen gefunden ist. Er kommt im Bodensee nach Hofer (1896, vgl. Chun l. c.

pag. 251) in Tiefen von 7—18 m vor, bildet dort die Nahrung von *Coregonus*-Arten und wurde von Leydig an der Oberfläche überhaupt nicht bemerkt. Sein ganzes Auge, auch das Ventralauge erscheint in jeder Beziehung vorzüglich einer räuberischen Lebensweise im Dunkeln angepasst; das letztere, dessen Sehschärfe jedenfalls grösser als die des Frontauges ist, wird dem Tiere vielleicht bei dem Ergreifen und Verzehren der Beute oder auch in einer anderen Hinsicht in besonderer Weise zu statten kommen.

Die Gattung *Polyphemus* ferner mit ihren noch pigmentierten Krystallkegeln hat sich, wie wir sahen, im Bau des Auges noch am wenigsten von den Daphniden entfernt. Die Lebensweise entspricht auch ganz diesem Verhalten des Auges.

Der räuberische Nahrungserwerb bedingte natürlich auch hier die Bildung eines Frontauges, der Aufenthalt in geringen Tiefen machte aber das gänzliche Fehlen des „Irispigmentes“ noch nicht so notwendig, da die Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes nicht in dem Masse nötig war; es reichte in dieser Beziehung die Verbreiterung des Krystallkegels aus. Immerhin lässt schon die helle Farbe des Pigmentes, die wir ja auch in den Frontaugen anderer Arthropoden finden, vermuten, dass der Erfolg dieser Pigmentierung nicht gar so weit von dem des Pigmentmangels verschieden ist.

*P. oculus* ist, soviel mir bekannt, bis jetzt nur in tieferen Seeen gefangen worden, doch berichtet Leydig von ihm, dass er sich gern mit seinesgleichen truppweise an der Oberfläche des Wassers herumtreibt (l. c. pag. 243); *P. pediculus* dagegen kommt nach Schödler ganz häufig auch in Bächen und flachen Gewässern vor. Interessant, aber nicht weiter bestätigt, ist die sich bei Desmarets (1825, pag. 365) findende Angabe, dass *P.* auf dem Rücken schwimmt. Dieser Umstand erklärt vielleicht die kurzen, dorsalen Facettenglieder und die beträchtliche Länge der vorderen ventralen. Denn nun ist ja das Verhältnis umgekehrt: mit den dorsalen Gliedern sieht er hellere Gegenstände, als mit den ventralen; eine Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes in jenen ist also überflüssig geworden.

*Leptodora* endlich hat, wie wir sahen, auf die Bildung eines Frontauges verzichtet; jedoch entspricht ihr ganzes Auge in gewissem Umfange den Bedingungen, die eine räuberische Lebensweise, auch in der Tiefe, an dasselbe stellt. Bei der grossen Anzahl der Facettenglieder ist deren Divergenz nicht zu gross, der Pigmentmangel im Bereich der Krystallkegel ist vollständig; es ist also sowohl für Helligkeit des Netzhautbildes, als auch für grössere Zerstreuungskreise gesorgt. Nach allen älteren Mitteilungen kommt *Leptodora* auch nur in tieferen Seen, sowie im Bremer Stadtgraben vor.

Von Zacharias (1897) wurde dieselbe jedoch in einem der Trachenberger Versuchsteiche, der höchstens $^1/_2$ m tief ist, und später in Planktonproben aus nicht sehr tiefen Teichen in der Umgegend von Breslau konstatiert. Da ich das von Zacharias (l. c. pag. 118) ausgesprochene Erstaunen über diesen Befund teilte und sogar vermutete, dass es sich vielleicht um eine andere Form handele, deren Augenbau ein anderer geworden, so war ich über die mir noch im Juni 1898 von Herrn Dr. Zacharias aus Dresden übermittelte Sendung von *Leptodora*-Exemplaren besonders erfreut, welche wiederum in einem nur 50 cm tiefen Wallgraben gefangen waren. Dieselben zeichneten sich durch eine beträchtliche Grösse aus, ihre Augen wichen aber in nichts von dem gewöhnlichen Baue ab, ein Zeichen, dass dieselben auch eine stärkere Belichtung vertragen können, ohne dass besondere Vorkehrungen getroffen sind, die Helligkeit des Netzhautbildes herabzusetzen (Pigmentwanderung!).

Nach Weismanns Angaben (1874, pag. 404—406) zieht aber auch *Leptodora* den Aufenthalt im Dunkeln vor. Denn wenn auch Weismann bereits mit P. E. Müller die Ansicht teilt, dass *Leptodora* nicht in grosse Tiefen hinabsteigt, was sich ja mit den erwähnten Befunden decken würde, so ist doch folgendes aus seinen Mitteilungen zu beachten:

Weismann fand, dass *Leptodora* am Tage nur ausnahmsweise an der Oberfläche, Nachts hingegen immer dort anzutreffen ist. „Stärkeres Licht meidet sie offenbar und bei hellem Sonnenschein kann man sicher sein, kein einziges Individuum an der Oberfläche zu finden." Auch bei Vollmond hatte Weismann regelmässig nur eine schlechte Beute, die beste bei trübem Wetter gegen Abend und in dunklen Nächten. Weismann berichtet auch, dass *Leptodora* im Aquarium jenes auffällige Suchen des Lichtes, wie wir es bei Cyclopiden und Daphniden beobachten, nicht zeigt, ferner dass sie zur „Jagd" auf Beute viel zu schwerfällig ist und daher in horizontaler Lage unbeweglich auf ihre Beute lauert, sich dabei auf ihre ausserordentliche Durchsichtigkeit verlassend. Alle diese Angaben harmonieren sehr gut mit der „mittelmässigen" Ausbildung ihres Auges.

Eine Erklärung für die Beibehaltung der Kugelgestalt liesse sich vielleicht darin finden, dass es bei der monströsen Streckung des Körpers und der grossen Entfernung des Auges von der Mundöffnung einerseits einer besonderen Anhäufung von kürzeren Facettengliedern an der Ventralseite nicht bedurfte, andererseits aber die Beibehaltung und Vervollkommnung aller nach hinten gerichteten Facettengliedern von Nutzen war.

Auch die Art ihres Nahrungserwerbes steht sehr schön mit der mehr gleichmässigen Ausbildung der Facettenglieder im Einklang. Denn während die andern sich mit grosser Geschwindigkeit im Wasser tummelnden Gattungen, indem sie sich bald hierhin bald dorthin wenden, auch mit dem nur nach vorne und oben gerichteten Frontauge recht gut die ganze Umgebung durchspähen können, vermag die unbeweglich vor Anker liegende *Leptodora* nur mit Hülfe eines allseitig gleich entwickelten Auges alle Vorgänge in ihrer Umgebung gleichmässig zu erfassen.

Dass dabei das Kugelauge trotzdem in fortwährender Bewegung ist, bedarf nach dem Obigen wohl kaum noch der Erwähnung. Ich komme darauf nur zurück, weil Weismann (1874, pag. 365) gelegentlich die folgende Bemerkung macht: „So leicht verständlich nun auch der Mechanismus ist, durch den das Daphnidenauge rotiert wird, so hat doch meines Wissens noch Niemand erklärt, warum überhaupt ein kuglig gebautes, also nach allen Seiten gleichmässig mit percipirenden Elementen ausgerüstetes Auge überhaupt beweglich eingerichtet ist?" Diese Erklärung erscheint mir jetzt sehr einfach. Das Facettenauge ist weniger zum Erkennen von Formen, als zur Wahrnehmung von Veränderungen an den Objekten eingerichtet, denn jeder Lichtpunkt erzeugt, wie wir sahen, einen Empfindungszerstreuungskreis. Bewegt sich der Lichtpunkt, so verschiebt sich dieser Zerstreuungskreis, wodurch der Erregungszustand einer grossen Anzahl von Nervenendigungen in verschiedener Weise geändert wird. Bleibt der Lichtpunkt aber unbeweglich, so ist zwar auch der Zerstreuungskreis da, übt jedoch nicht die specifische Wirkung aus, welche erst bei seiner Verschiebung auf der Netzhaut zur Geltung kommt. Um diese Wirkung nun doch zu erzielen, wird es nötig sein, das Auge zu bewegen. Auch wir müssen ja, wenn wir mit einem Auge ein Urteil über Entfernung und gegenseitige Beziehung räumlicher Gegenstände gewinnen wollen, den Kopf hin und her bewegen, trotz unseres scharfen und deutlichen Netzhautbildes (vergl. v. Helmholtz, Physiologische Optik 1. Aufl., pag. 635).

Ueberblickt man noch einmal das geringe biologische Material, welches bis jetzt über die Polyphemiden vorliegt und welches ich, so gut es ging, auszunutzen versuchte, so muss man

zugeben, dass keine einzige Thatsache der aus der Theorie gewonnenen Anschauung über die physiologische Bedeutung des Polyphemidenauges zuwiderläuft. Im Gegenteil gelang es an der Hand derselben, auch in diesem Falle wieder den Parallelismus zwischen dem Grade der Ausbildung des Auges und den wechselnden Existenzbedingungen seines Trägers in der Hauptsache nachzuweisen. Die Wechselbeziehung zwischen beiden würde ja vielleicht noch viel auffälliger in die Erscheinung treten, wenn auch die Besonderheiten im Augenbau der einzelnen Gattungen, sowie die feineren Strukturverhältnisse in Betracht gezogen würden. Ich verzichte jedoch vorderhand darauf, eine Deutung derselben zu versuchen, da eine solche doch nur einen problematischen Wert haben würde, so lange nicht auch die betreffenden biologischen Einzelheiten bekannt sind. Diese zu kennen, ist aber unbedingt erforderlich für das Verständnis der Funktionen eines Organes, das wir selbst nicht besitzen. Ohne dieselben stehen wir den theoretischen Resultaten meist ratlos gegenüber.

Ein treffliches Beispiel hierfür liefern die beiden schon in der Vorbemerkung (pag. 7) erwähnten Fälle bei den Hexapoden.

Wie sollte man sich z. B. das Vorhandensein eines grossartig entwickelten Frontauges, das nach allen Erfahrungen nur räuberischen Arthropoden zukommt, bei einer Ephemeride erklären, deren verkümmerte Mundwerkzeuge überhaupt keine Nahrungsaufnahme mehr zulassen? — Es stellte sich jedoch folgendes heraus: Nur die Männchen erfreuen sich dieses Vorzuges und bedürfen desselben, um der wenig zahlreichen Weibchen während ihres nur kurz bemessenen Daseins habhaft zu werden. Der Hochzeitsflug findet nämlich immer in der Dämmerung statt; und zwar fliegen die vereinzelten Weibchen von *Cloë* Burm. in bedeutender Höhe, die Männchen tanzen in geringerer Höhe auf und ab und durchspähen dabei mit ihrem nach oben gerichteten, hierzu vortrefflich eingerichteten Frontauge die Lüfte nach ihrer „Beute". — Bei *Palingenia* Burm., einer anderen Ephemeride, lassen sich die Weibchen ruhig auf der Wasseroberfläche treiben, nur die Männchen fliegen umher und diese haben daher auch kein nach oben gerichtetes „Frontauge", sondern bei ihnen sind im Gegenteil die ventralen, nach unten gerichteten Facettenglieder verlängert. (Zimmer 1897, pag. 112—115.)

Noch charackteristischer als dieser ist der zweite von Kellog (1898) mitgeteilte Fall. Eine in Nordamerika vorkommende Dipterenart, *Blephanocera capitata*, besitzt zwei dimorphe Weibchenformen neben einer männlichen Form. Die Männchen und eine Art der Weibchen besitzen zweigeteilte Augen, die andere Weibchenart aber Kugelaugen. Auch dies fand seine Erklärung sofort, nachdem die Lebensverhältnisse der Tiere bekannt geworden waren. Die Weibchenform nämlich, welche einfache Kugelaugen besitzt, ist *„nectar-feeding"*, bedarf also keines vervollkommneten Sehorganes. Die Männchen jedoch, sowie die andere Weibchenform, sind *„predaceous"*, sie fliegen umher und erjagen sich mühsam ihre Beute, um sie dann auszusaugen. Sie haben also ein leistungsfähiges, auf das Sehen von Bewegungen eingerichtetes Frontauge durchaus nötig.

Aus diesen Beispielen, sowie aus den bei den Crustaceen nachgewiesenen Verhältnissen geht wohl zur Genüge hervor, dass die Physiologie des Facettenauges endlich in die richtigen Bahnen gelenkt ist, dass es sich also noch mehr als bis dahin verlohnt, den Sehorganen der Arthropoden Beachtung zu schenken und sie auf ihren Bau hin zu untersuchen. In ihnen wird der umformende Einfluss veränderter Existenzbedingungen mindestens ebenso sichtbar, wie in andern Organsystemen, und ihr Studium vermag also auch in phylogenetischer Beziehung wertvolle Aufschlüsse zu liefern.

# Verzeichnis

## der im Texte citierten Litteratur.


Carrière, J. Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig. 1885.

Chun, C. Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zoologica. Bd. 7. Heft 19. 1896.

Claus, C., 1862. Über *Evadne mediterranea* n. sp. und *polyphemoides* Lkt. Würzb. Naturw. Ztschr. Bd. 3, pag. 238—216, Taf. VI, Fig. 1—5.

— 1876. Zur Kenntniss d. Organisation und d. feineren Baues d. Daphniden und verwandter Cladoceren. Ztschr. für wiss. Zool. Bd. 27, pag. 362—402, Taf. XXV—XXVIII.

— 1877. Zur Kenntniss d. Baues und d. Organisation d. Polyphemiden. Denkschriften d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien (Mathemat.-Naturw. Klasse). Bd. 37, pag. 137—160, Taf. I—VII.

— 1879. Der Organismus der Phronimiden. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 2, pag. 1—88, Taf. I—VIII.

Desmarets, A. G. Considérations générales sur les Crustacés. Paris. 1825.

Exner, S. Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. 1891.

Gerstäcker, A. Arthropoda. Bronns Klassen und Ordnungen d. Thierreichs. Crustaceen. 1876—79 und 1889.

Grenacher, H. Untersuchungen über d. Sehorgan der Arthropoden, insbesondere d. Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen. 1879.

Grobben, C. Die Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. 2, pag. 1—66, Taf. I—VII. 1879.

Hofer, B. Die Vertheilung der Thierwelt im Bodensee nebst vergl. Unters. in einig. and. Süsswasserbecken. Schriften d. Vereins f. Gesch. d. Bodensees und seiner Umgebung. Lindau. 1896.

Johansen, H. Über d. Entwickelung d. Imagoauges von Vanessa. Zool. Anzeig. 15. Jahrg., pag. 353. 1892.

Kellog, V. L. The Divided Eyes of Arthropoda. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.

Leydig, F. Naturgesch. d. Daphniden (Crustacea-Cladocera). Tübingen. 1860.

Lovén, S. L. Evadne Nordmanni, ein bisher unbekanntes Entomostrakon. Arch. f. Naturg. (Wiegmann) 4. Jahrg., Bd. 1, pag. 143—166, Taf. V. 1838.

Müller, P. E. Danmarks Cladocera. Naturhistorisk Tidsskrift. III. R. Bd. 5, pag. 53—240, Taf. 1—6. Kopenpagen. 1868.

Parker, G. H. 1891. The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. of the Mus. of Comparative Zool. at Harvard College. Vol. 21 Nr. 2, pag. 45—140, Taf. I—X. Cambridge, Mass.

— 1895. The Retina and Optic Ganglia in Dekapods, especially in Astacus. Mitth. d. zool. Station Neapel. Bd. 12, pag. 1—73, Taf. I—III.

Rosenstadt, B. Beiträge z. Kenntniss d. zusammengesetzten Auges bei d. Dekapoden. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 47, pag. 748—770, Taf. XXIX—XXX. 1896.

Samassa, P. Untersuchungen über d. centrale Nervensystem d. Cladoceren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38, pag. 100—141, Taf. V—VII. 1891.

Schmidt, O. Die Form d. Krystallkegel im Arthropodenauge. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. pag. 1—12, Taf. I. 1878.

Schödler, J. Ed. Neue Beiträge zur Naturgesch. d. Cladoceren (Crustacea-Cladocera). Berlin. 1863.

Watase, S. On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. Studies. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. IV Nr. 6, pag. 287—334, Pls. XXIX—XXXV. 1890.

Weismann, A., 1874. Über Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Lillj. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 24, pag. 349—418, Taf. XXXIII—XXXVIII.

— 1878. Über die Schmuckfarben der Daphniden. ibid. Bd. 30, pag. 123—165, Taf. VII.

Zacharias, O. Forschungsberichte d. biolog. Station zu Plön. Stuttgart. 1898.

Zenker, W. Physiologische Bemerkungen über d. Daphniden. Müllers Archiv. 1851, pag. 113.

Zimmer, C. Die Facettenaugen der Ephemeriden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 63, Heft 2, pag. 236—262, Taf. XII—XIII. 1897.

# Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des Winkelschen Zeichenprismas entworfen.

## Abgekürzte Bezeichnungen.

*A1.* Erste Antenne.
*Ag.* Augenanlage.
*c.* Cornea.
*cf.* „Connectivfasern", Stützfaden zwischen den beiden Lamellen der ausseren Augenhülle.
*cm.* Verbindungsmembran zwischen Augenhülle und Cornea.
*ct.* Cuticula.
*ect.f.* Ectodermfalte, aus welcher sich die Augenhülle bildet.
*Ek.* Endkegel.
*F.* Frontauge.
*G.* Gehirn.
*g.* Ganglion opticum.
$g^1$. Dorsale Partie desselben.
$g^2$. Ventrale „ „
*H.* Äussere Augenhülle.
*He.* Äussere Lamelle derselben.
*Hi.* Innere „ „
*hlr.* Mit Flussigkeit erfüllter Hohlraum innerhalb der Cornea.
*hyp.* Hypodermis.
*K.* Krystallkegel.
*Kk.* Krystallkorper
*Kz.* Kegelzellen.
*lig.* Ligament.
*M.* Magen.
*mc.* Matrix der ausseren Lamelle
*mi.* „ „ inneren „ der Augenhulle
*mf.* Membrana fenestrata.
*n.* Nervenfasern.
*n.c.* Kerne der Corneazellen.
*n.k.* „ „ Kegelzelllen.
*n.r* „ „ Retinulazellen.
*n.stz.* „ „ Stutzzellen.
*n.n.* Nerv des Nebenauges (Podon).
*R.* Retina
*r.* Retinulazellen.
*rh.* Rhabdom.
*sch.* Scheide des Opticus.
*scl.* Sklera.
*sti.* Stiele der Krystallkegel.
*stz.* Stutzzellen.
*V.* Ventralauge.
*Vr.* Vorraum des Auges.

## Fig. 1—14. Bythotrephes longimanus Leydig.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch das Auge . . . . . Vergr. 190 : 1
„ 2. Horizontalschnitt „ „ „ . . . . . „ 190 : 1
„ 3. Querschnitt durch die Krystallkegel in der Hohe der Corneakerne . . . . . „ 500 : 1
„ 4. Querschnitt durch einen Krystallkegel in der Hohe der Kerne der Kegelzellen . . . . . „ 500 : 1
„ 5. Desgleichen etwas tiefer.
„ 6. Querschnitt durch die Endkegel unterhalb der starker lichtbrechenden Ausscheidungen . . . . . „ 500 : 1
„ 7. Querschnitt durch die Kegelstiele, die Kerne der Stutzzellen sowie vorragende Retinulazellen treffend . „ 500 : 1

Fig. 8. Querschnitte durch die Retinula . . . . . Vergr. 500 : 1
a. und b. In der Höhe der Kerne der Retinulazellen.
c. In der Höhe der Nervenendigungen.
d. und e. In tieferen Regionen.
Fig. 9. Querschnitt durch das Ganglion opticum . . . . . Vergr. 320 : 1
„ 10. Längsschnitt durch das Auge eines Embryos. (Jüngeres Entwickelungsstadium.) . . . . . „ 320 : 1
„ 11. Desgleichen, späteres Entwickelungsstadium . . . . . „ 320 : 1
„ 12. Querschnitt durch das Auge eines Embryos . . . . . „ 320 : 1
„ 13. Facettenglied aus dem Frontauge . . . . . „ 500 : 1
„ 14. Schnitt durch die Retina des Frontauges, etwas schief zur Achse desselben . . . . . „ 250 : 1

## Fig. 15—23. Polyphemus pediculus de Geer.

Fig. 15. Querschnitt durch das Auge eines nahezu ausgewachsenen Embryos . . . . . Vergr. 400 : 1
„ 16. Längsschnitt durch das Auge eines Embryos aus demselben Brutraum . . . . . „ 400 : 1
„ 17. Längsschnitt durch den Kopf eines Embryos. (Frühes Entwickelungsstadium.) . . . . . „ 800 : 1
„ 18. Querschnitt durch die Stiele und Stützzellen der Krystallkegel des Frontauges . . . . . „ 500 : 1
„ 19. Querschnitt durch die Krystallkegel in der Höhe ihrer Kerne . . . . . „ 500 : 1
„ 20. Längsschnitt durch das Auge eines ausgewachsenen Tieres . . . . . „ 270 : 1
„ 21. Facettenglied aus dem Ventralauge. (Dritte Reihe von hinten.) . . . . . „ 800 : 1
„ 22. Schnitt durch die Retinulazellen des Frontauges in der Höhe ihrer Kerne . . . . . „ 500 : 1
„ 23. Krystallkegel und Rhabdom aus dem Frontauge . . . . . „ 500 : 1

## Fig. 24—27. Leptodora hyalina Lilljeborg.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt durch das Auge . . . . . Vergr. 320 : 1
„ 25. Distaler Abschnitt eines Facettengliedes . . . . . „ 800 : 1
„ 26. Retinulazellen,
a. das proximale Ende des Stieles umhüllend . . . . . „ 800 : 1
b. mit Rhabdom.
„ 27. Querschnitte durch die Krystallkegel . . . . . „ 800 : 1
a. In der Höhe der Kerne der Cornea.
b. „ „ „ „ „ „ Kegelzellen.
c. „ „ „ „ „ „ Stützzellen.

## Fig. 28—29. Evadne Nordmanni Lovén.

Fig. 28. Längsschnitt durch das Auge . . . . . Vergr. 480 : 1
„ 29. Schnitt durch die Retinulä . . . . . „ 800 : 1

## Fig. 30—32. Podon intermedius Lilljeborg.

Fig. 30. Längsschnitt durch das Auge . . . . . Vergr. 430 : 1
„ 31. Rhabdomfeld . . . . . „ 500 : 1
„ 32. Querschnitt durch die drei stark pigmentierten Retinulä des Frontauges . . . . . „ 800 : 1

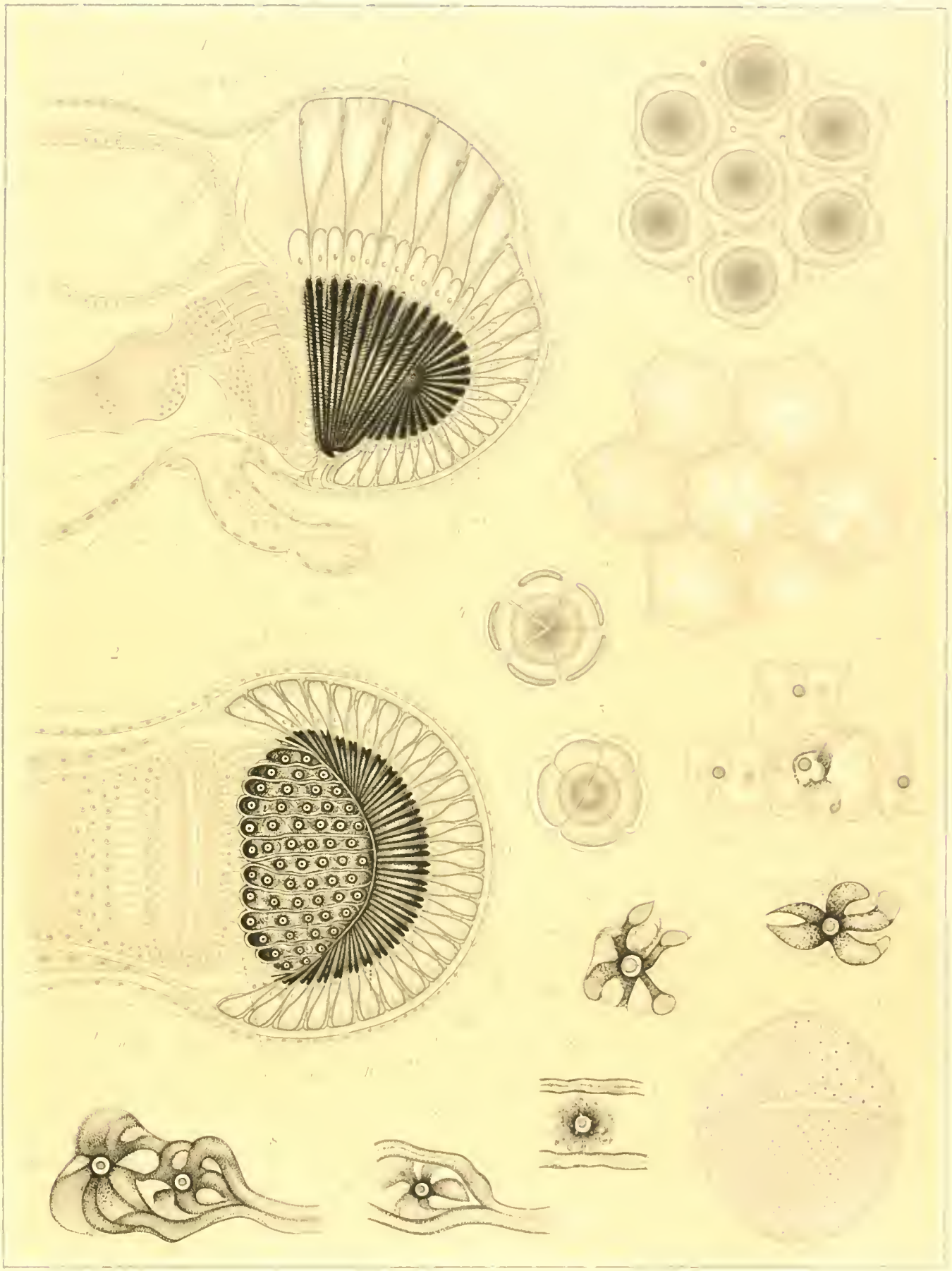
# Inhaltsverzeichnis.

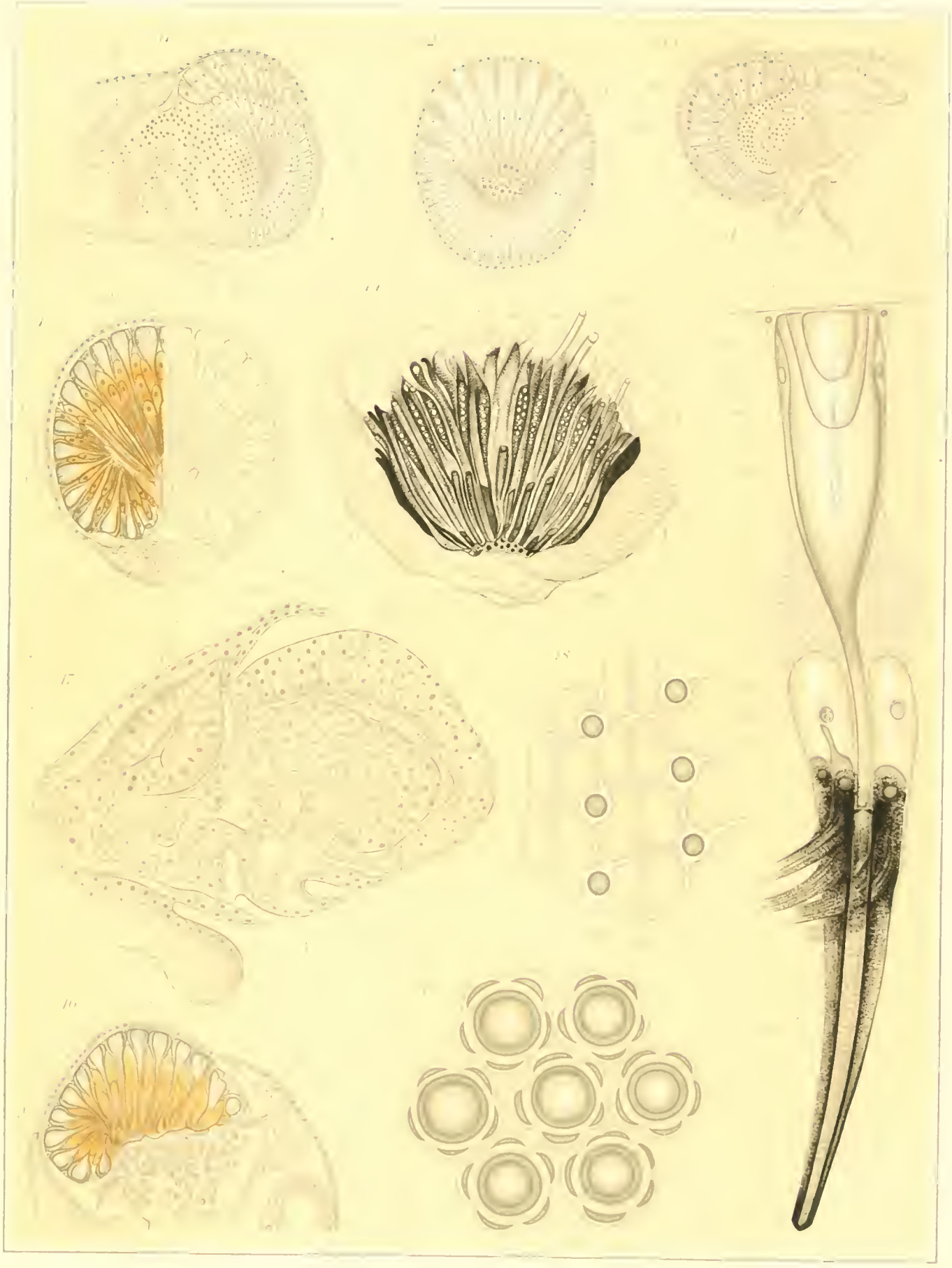

Seite

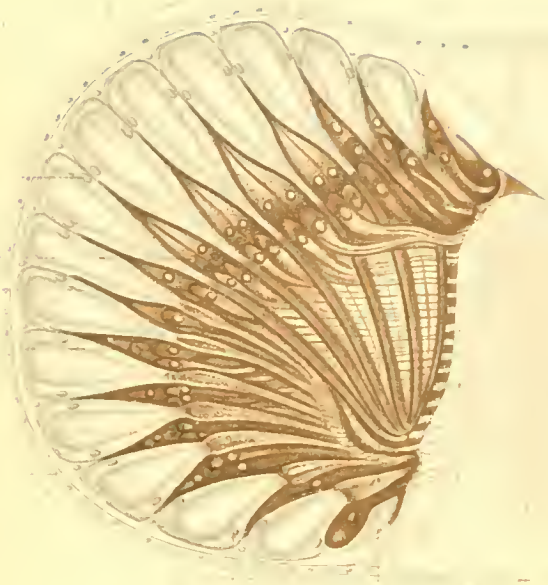
Vorbemerkung . . . . . 5

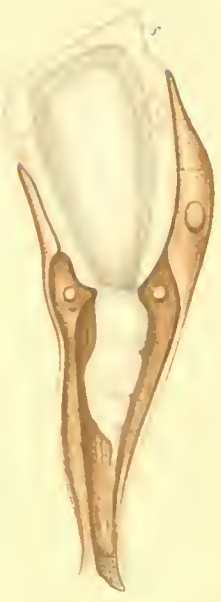
Material und Untersuchungsmethoden . . . . . 10
Morphologie des Auges . . . . . 12
A. Allgemeine Charakteristik des Auges . . . . . 12
B. Anordnung und Grössenverhältnisse der Facettenglieder . . . . . 16
Die Elemente der Facettenglieder . . . . . 29
Zur Entwickelung des Auges . . . . . 33
A. Entstehung des Augenkörpers . . . . . 33
B. Die Umhüllung des Auges . . . . . 36
Innervation des Auges . . . . . 40
Physiologische und biologische Bedeutung des Polyphemidenauges . . . . . 48

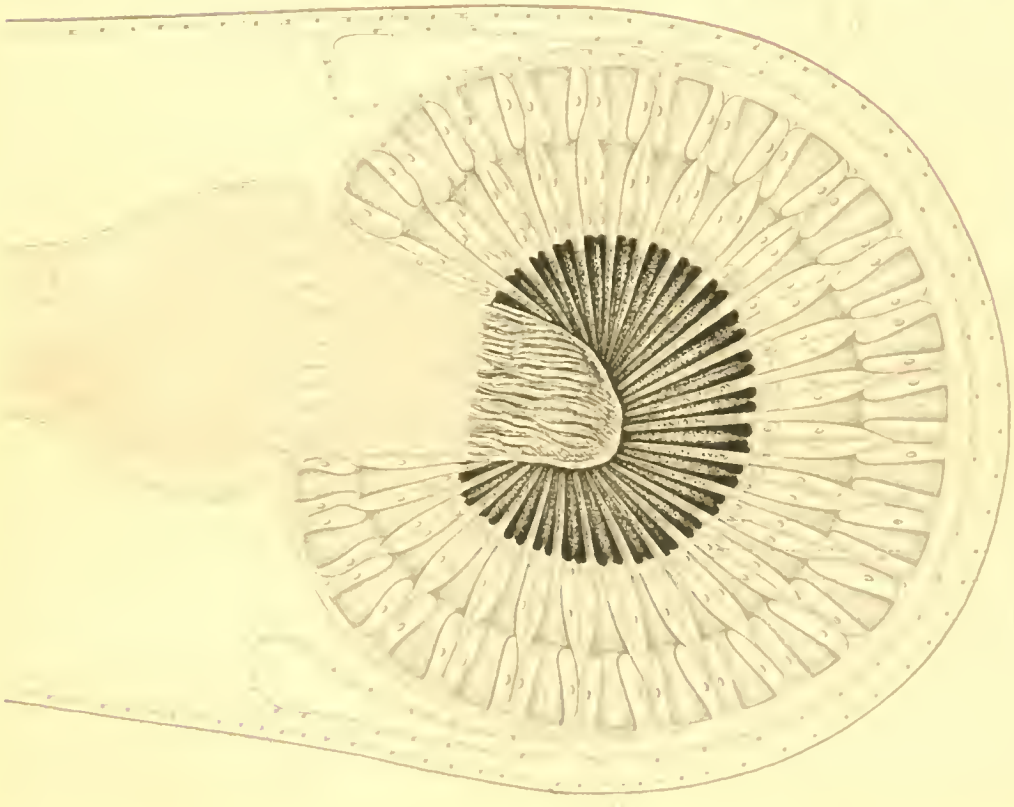
Verzeichnis der im Texte citierten Litteratur . . . . . 57
Erklärung der Abbildungen . . . . . 59

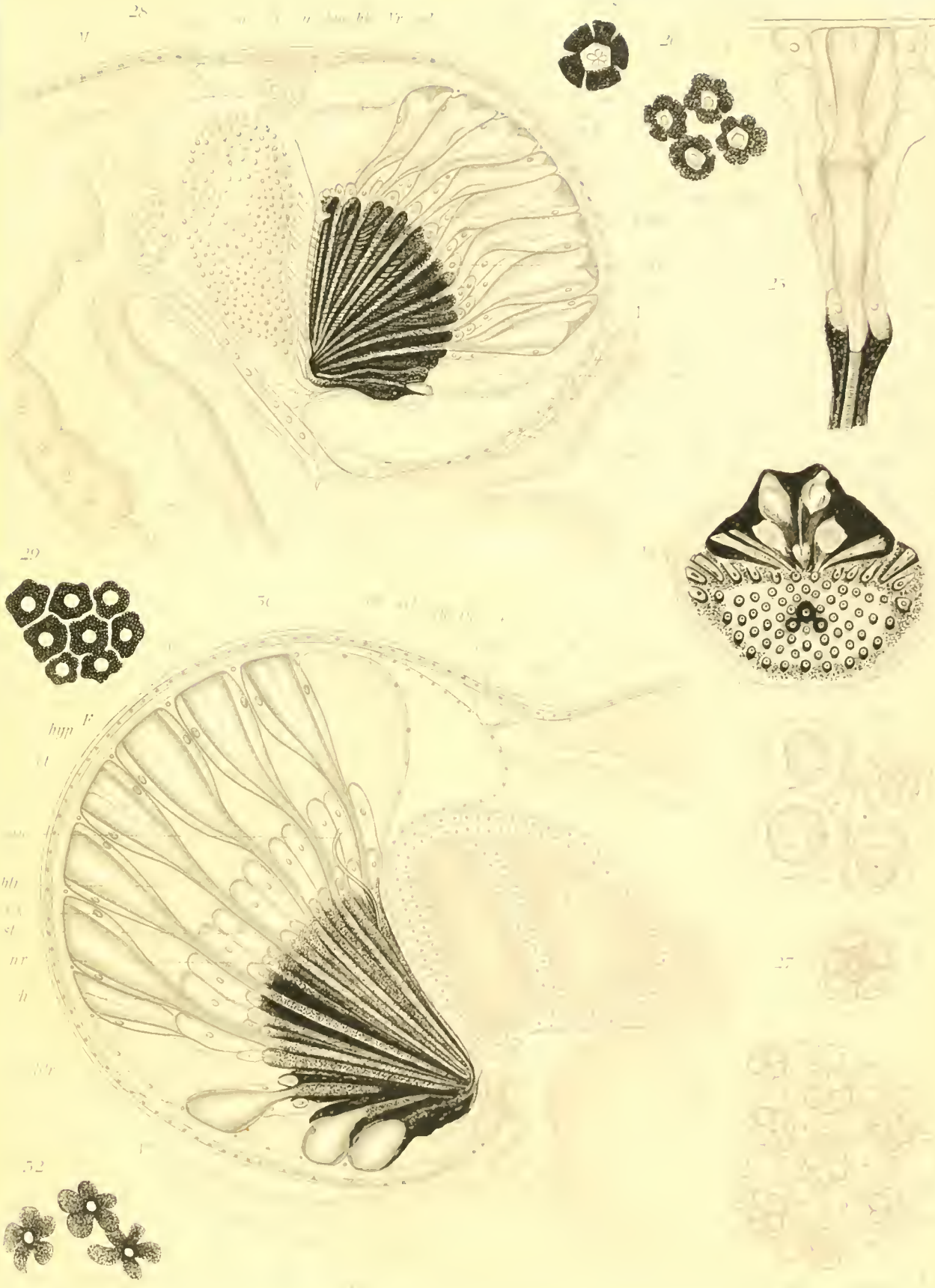












# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

## dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 28.

Elfter Band.

Vierte Lieferung.

Inhalt:

**Miltz, Dr. Otto.** Das Auge der Polyphemiden.
Mit 4 color. Tafeln.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1899.

# Verzeichnis der bisher erschienenen Hefte der Zoologica:

Heft 1. **Chun, C.**, Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Mit 5 farb. Doppeltafeln. 1888. 20,—.

„ 2. **Strubell, Ad.**, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii Schmidt. Mit 2 z. Th. farb. Tafeln. 1888. 10,—.

„ 3. **Vanhöffen, E.**, Untersuchungen über semäostome und rhizostome Medusen. Mit 6 farb. Tafeln und 1 Karte. 1889. 24,—.

„ 4. **Heckert, G. A.**, Leucochloridium Paradoxum. Monograph. Darstellung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Mit 4 z. Th. farb. Tafeln. 1889. 20,—.

„ 5. **Schewiakoff, W.**, Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Mit 7 farb. Tafeln. 1889. 32,—.

„ 6. **Braem, Fr.**, Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Mit 15 z. Th. farb. Tafeln und zahlr. Illustr. im Text. 1890. 80,—.

„ 7. **Kaiser, Joh.**, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Acantocephalen. 2 Theile. Mit 10 Doppeltafeln. 1891—92. 92,—.

„ 8. **Haase, E.**, Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlagen eines natürlichen Systems der Papilioniden. 2 Bände. Mit 14 farb. nach der Natur gezeichn. u. lithogr. Tafeln. 1891—92. 90,—.

„ 9. **Herbst, C.**, Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit 5 Doppeltafeln. 1891. 24,—.

„ 10. **Lehmann, G.**, Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Mit 8 Tafeln. 1891. 24,—.

„ 11. **Schmeil, O.**, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. I. Cyclopidae. Mit 8 z. Th. farb. Tafeln und 3 Illustr. im Texte. 1892. 54,—.

„ 12. **Freuzel, Joh.**, Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. I. Lfg. 1—4. Mit 10 farbigen Tafeln. 1892. 56,—.

„ 13. **Kohl, C.**, Rudimentäre Wirbelthierangen. I. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1892. 73,—.

„ 14. **Kohl, C.**, Rudimentäre Wirbelthierangen. II. Mit 6 farb. Doppeltafeln. 1893. 62,—.

„ 14 N. **Kohl, C.**, Rudimentäre Wirbelthierangen. Nachtrag. 1895. 12,—.

„ 15. **Schmeil, O.**, Deutschlands freilebende Süsswassercopepoden. II. Harpacticidae. Mit 8 z. Th. farb. Taf. und Illustr. im Texte. 1893. 40,—.

„ 16. **Looss, A.**, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1894. 82,—.

„ 17. **Leche, W.**, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Thiergruppe. I. Ontogenie. Mit 19 Tafeln und 20 Textfiguren. 1895. 64,—.

„ 18. **Nagel, W. A.**, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Mit 7 z. Th. farb. Tafeln. 1894. 42,—.

„ 19. **Chun, C.**, Atlantis. Biologische Studien über Pelagische Organismen. Mit 12 Doppeltafeln und 8 Tafeln. 1896. 128,—.

„ 20. **Zoologische Ergebnisse** der von der Gesellschaft für Erdkunde in Berlin ausgesandten Grönlandsexpedition. 1) Dr. E. Vanhöffen: Untersuchungen über Arachnactis albida Sars. 2) Derselbe: die grönländischen Ctenophoren. Mit 1 Tafel. 7,—. 3) Dr. H. Lohmann: Die Appendikularien der Expedition. Mit 1 Tafel. 4) Prof. Dr. K. Brandt: Die Tintinnen. Mit 1 Tafel. Zusammen 12,—. 5) Dr. H. Lenz: grönländische Spinnen. Mit 9 Holzschnitten. 6) Dr. Kramer: grönländische Milben. Mit 3 Holzschnitten. 7) Dr. Sommer: drei Grönländerschädel. Mit 1 Tafel. 9,—. 8) E. Rübsamen, Mycetophiliden etc. Mit 2 Tafeln. 9) W. Michaelsen, Grönländische Anneliden. 12,—.

„ 21. **Schmeil, O.**, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. III. Centropagidae. Mit 12 z. Th. farb. Tafeln und Illustrationen im Text. 1896. 50,—.

„ 21 N. **Schmeil, O.**, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. Nachtrag zu den Familien der Cyclopiden und Centropagiden. Mit 2 Tafeln. 1898. 12,—.

„ 22. **Piersig, R.**, Deutschlands Hydrachniden. Lfg. 1 bis 5 mit 42 z. Th. farb. Tafeln. 104,—.

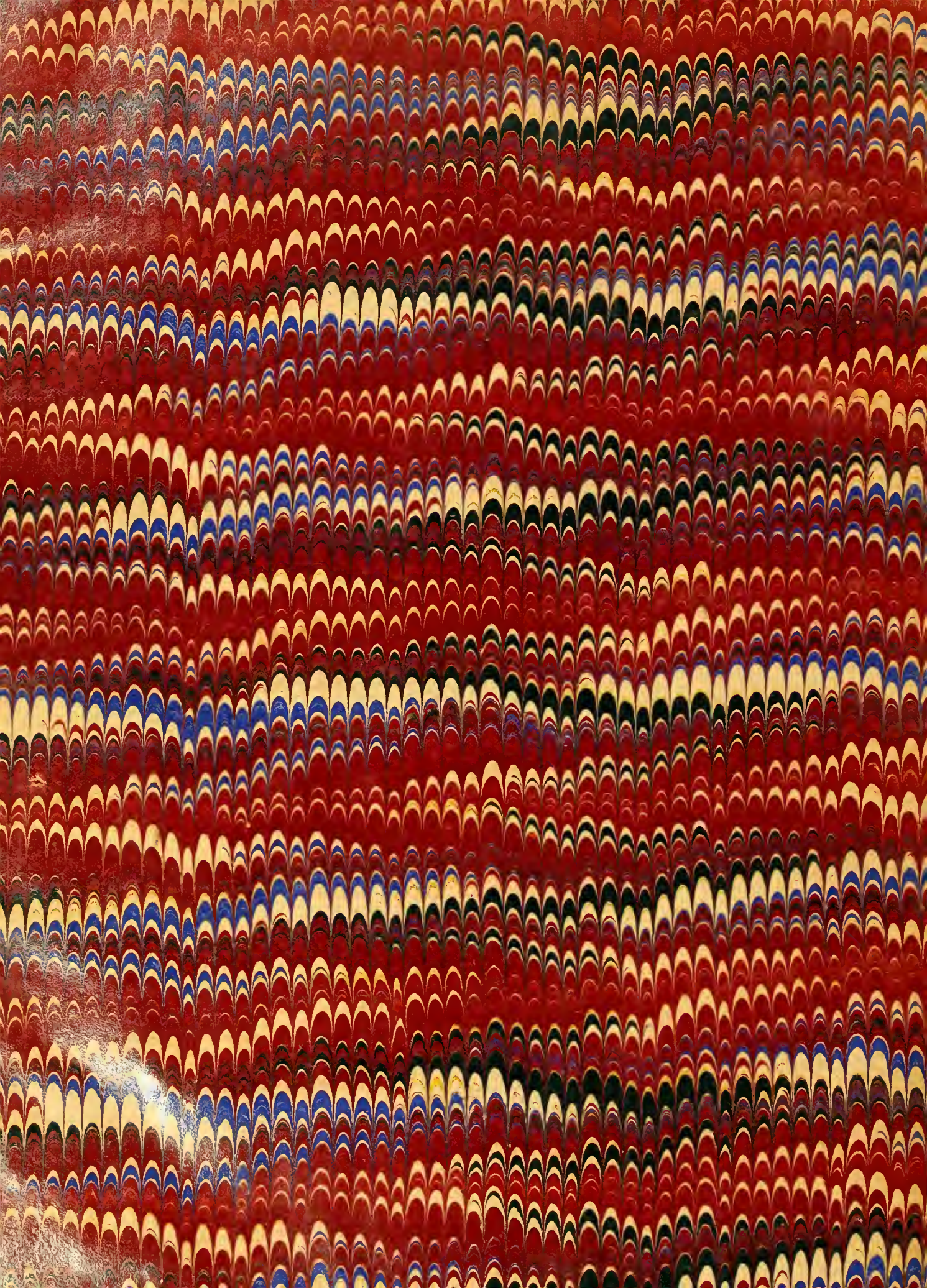
„ 23. **Braem, F.**, Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Mit 8 Tafeln. 1897. 36,—.

„ 24. **Thiele, J.**, Studien über pazifische Spongien. Mit 6 Doppel- und 2 einf. Tafeln. 1898. 32,—.

„ 25. **Stoller, J. H.**, On the organs of respiration of the oniscidae. Mit 2 Tafeln. 7,—.

„ 26. **Wasmann, E.**, S. J. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Mit 3 Tafeln. 16,—.

„ 27. **Pagenstecher, A.**, Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. I. Die Tagfalter. Mit 2 col. Taf. 1899. 28.—



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00056 9434